

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

КУРС НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

под общей редакцией
чл.-корр. АН СССР
М. В. ГОРЛЕНКО

ДОПУЩЕНО МИНИСТЕРСТВОМ ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР
В КАЧЕСТВЕ УЧЕБНИКА ДЛЯ СТУДЕНТОВ
БИОЛОГИЧЕСКИХ СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ УНИВЕРСИТЕТОВ



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1981

ПРЕДИСЛОВИЕ

Последнее издание «Курса низших растений» Л. И. Курсанова, Н. А. Комарницкого и Б. К. Флерова было опубликовано в 1945 г. За прошедшие годы появилось много сведений о биологии различных групп низших растений, пересмотрена систематика многих таксонов, что потребовало бы значительной переработки всех разделов книги. В связи с этим появилась необходимость написать «Курс низших растений» заново. Для его составления привлечены сотрудники кафедры низших растений биологического факультета МГУ, в той или иной степени связанные с чтением лекций по указанному курсу или ведущие практические занятия.

За последние годы стала особенно очевидной огромная роль низших растений в природе и жизни человека. Поэтому в книге этому уделяется большое внимание наряду со сведениями об их биологии, систематике, эволюции и т. д.

В настоящем курсе наиболее подробно рассматриваются водоросли и грибы. Однако, поскольку курс низших растений общеобразовательный (читается на младших курсах), в книгу включены разделы о дробянках (в широком понимании) и о вирусах. Таким образом, настоящий учебник дает полное представление об организмах, условно объединяемых под названием «низшие растения».

Распределение труда между авторами учебника следующее: Л. Л. Великанов написал раздел дробянки (*Schizomycetes*), куда вошли сведения о бактериях, актиномицетах, миксобактериях, микоплазмах, спирохетах; Л. В. Гарибовой принадлежат общий обзор о филогении грибов, общая характеристика гастромицетов, порядков агариковые (*Agaricales*), экзобазидиальные (*Exobasidiales*), группы порядков гастромицеты (*Gastromycetes*); Н. П. Горбуновой написана общая характеристика водорослей, а также разделы о синезеленых (*Cyanophyta*), зеленых (*Chlorophyta*), бурых (*Phaeophyta*) и красных (*Rhodophyta*) водорослях; М. В. Горленко составил введение и написал раздел о телиомицетах (*Teliomycetidae*); Ю. Т. Дьяков — о вирусах; И. И. Сидорова дала общую характеристику грибов, написала разделы о сумчатых (*Ascomycetes*) и несовершенных (*Deuteromycetes*) грибах. Образ жизни и распространение водорослей написаны Т. Ф. Коптяевой; слизевики (*Muchomycetes*), хитридиомицеты (*Chytridiomycetes*), оомицеты (*Oomycetes*), зигомицеты (*Zygomycetes*), золотистые (*Chrysophyta*), желтозеленые (*Xanthophyta*), диатомовые (*Diatomeae*), пиррофитовые (*Pyrrophyta*) и евгленовые (*Euglenophyta*) водоросли — Т. П. Сизовой; афиллофоровые (*Aphyllorhizales*), гетеробазидиальные (*Heterobasidiales*) грибы, а также лишайники — Г. Д. Успенской.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени считалось, что органический мир состоит из двух царств — животные и растения. Растения в свою очередь делились на высшие (300—350 тыс. видов) и низшие (около 150 тыс. видов). Тело высших растений расчленено на вегетативные органы: листовые побеговые, осуществляющие функции фотосинтеза и проведения веществ, и корни, при помощи которых растения прикрепляются к почве и извлекают из нее воду и минеральные соли.

К низшим относятся растения, у которых тело не расчленено на вегетативные органы, а имеется слоевище (таллом). У них нет проводящей сосудистой системы, а женский половой орган (где он есть) почти всегда одноклеточный в противоположность многоклеточному женскому половому органу высших растений.

Представление только о двух царствах природы было поколеблено в первой четверти XX в. в связи с детальным изучением клеточных структур различных организмов. Эти исследования позволили разделить все живые организмы на прокариоты и эукариоты. К первым относятся организмы, в цитоплазме которых нет обособленного ядра, а имеется один или несколько участков с высокой концентрацией ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты). Эти участки называются нуклеоидами или нуклеоплазмой. Нуклеоид — более простая форма организации ядерного аппарата. У прокариот он качественно отличается от ядерного аппарата у эукариот. У прокариот нет ядрышка, нет высокоорганизованных хромосом, не обнаружены белки гистоны, нет митохондрий, пластид, ряда других клеточных включений, известных у эукариот. У прокариот в клетках имеются мезосомы — сложные мембранные образования, образующиеся из цитологических мембран. У некоторых прокариот известны газовые вакуоли, позволяющие им свободно плавать в воде, не погружаясь на дно.

В отличие от грибов и водорослей в составе клеточных стенок прокариот нет хитина и целлюлозы. Основу клеточных стенок у прокариот составляет гликопептид (мукопептид) муреин. У подвижных прокариот более просто, чем у эукариот, устроены жгутики.

У прокариот неизвестны митоз и мейоз. Половой процесс или отсутствует, или проходит по типу конъюгации. Смена ядерных фаз у прокариот не наблюдается, их клетки всегда гаплоидны.

Группа прокариот насчитывает около 3000 видов. В их состав включены два отдела: дробянки (микоплазмы, бактерии, актиномицеты) и синезеленые водоросли (цианобактерии). Отдельно стоят неклеточные организмы — вирусы и виоиды. Некоторые ученые выделяют прокариоты в самостоятельное царство.

У организмов, называемых эукариотами, в клетках содержатся оформленное ядро, окруженное двойной мембраной, митохондрии, пластиды и ряд других органелл, клеточная стенка включает хитин или

целлюлозу. У них имеется в разной степени выраженный половой процесс, как правило, наблюдается смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной).

Эукариоты обычно делят на два самостоятельных царства — животные и растения. Некоторые систематики выделяют в самостоятельное царство грибы.

С одной стороны, грибы по ряду свойств близки к животным. К таким свойствам относятся характер обмена, связанный с образованием мочевины; гетеротрофный тип питания; содержание в стенке в том или ином количестве хитина у представителей подавляющего большинства таксонов; образование запасного продукта — гликогена, а не крахмала.

С другой стороны, питание путем всасывания, а не заглатывания пищи (адсорбтивное или осмотрофное), неограниченный рост, наличие клеточной стенки и другие признаки грибов напоминают растения. Предполагается, что грибы возникли в то время, когда происходило разделение организмов на животные и растения.

В настоящем учебнике под названием низшие растения условно объединены следующие группы организмов: вирусы, вириды; прокариоты — отдел дробянки, включающий микоплазмы, бактерии, спирохеты, актиномицеты и отдел синезеленые водоросли (цианобактерии); эукариоты — ряд отделов, относящихся к водорослям: эвгленовые, хризофитовые, пироксифитовые, зеленые, разножгутиковые, или желтозеленые, диатомовые, бурые, красные; отдел миксомицеты и отдел грибы, представители которых не содержат хлорофилл; специальный отдел составляют лишайники — симбиотические организмы, в состав которых входят водоросль и гриб.

Большинство прокариот гетеротрофы, а часть из них — паразиты человека, животных, растений и микроорганизмов. К таковым относят микоплазмы, многие бактерии и часть актиномицетов, а также неклеточные организмы — вирусы и вириды. К фототрофным и хемоавтотрофным прокариотам принадлежат пурпурные и зеленые бактерии и синезеленые водоросли. Из группы эукариот водоросли — фототрофы, живут в воде. Лишь некоторые виды выходят на сушу, и среди них известны даже паразитные виды. Из отдела зеленые водоросли на суше живут плеврококк, трентеполия, в районе тропиков на листьях высших растений паразитирует водоросль цефалеорус.

Миксомицеты и грибы — гетеротрофы. Они ведут паразитный или сапротрофный образ жизни. Сапротрофы встречаются в воде, в почве и других субстратах. Лишайники живут на почве, коре деревьев, на камнях, скалах.

При исследовании низших растений используют сравнительно-морфологический метод с привлечением электронного и сканирующего микроскопа, изучается также онтогенез и филогенез организмов. Широко применяют чистые культуры — выращивание организмов на твердых и жидких природных и синтетических питательных средах, сравнительно-биохимические и физиологические исследования и т. п.

Грибы и водоросли, так же как и другие организмы, подразделяют на следующие систематические градации: вид — род — семейство — порядок — класс — отдел.

По В. Л. Комарову, вид «есть совокупность особей, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленный отбором от остального мира живых существ, вместе с тем вид — определенный этап в процессе эволюции». К этому общему понятию следует добавить, что к определенному виду относятся особи, имеющие сходные важнейшие признаки (размер, цвет, форма спор и т. п.) и одинаковые требования к условиям существования, общий ареал, скрещивающиеся между собой и дающие плодовитое потомство. Вид у грибов представляет подвижную популяцию или группу популяций, состоящую из форм, рас, биотипов, имеющих общую морфологию, но различающихся друг от друга главным образом по физиологическим признакам, вирулентности, отношению к внешним факторам и т. п. Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков относится к роду *Puccinia* и называется *Puccinia graminis* — пукциния злаковая. Внутри этого вида выделяются формы, почти не отличимые по морфологии, но заражающие только определенный род злаков. Они обозначаются словами специализированная форма — *forma specialis* (f. sp.). Например, на пшенице паразитирует *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* — пшеничная форма возбудителя стеблевой ржавчины. Специализированные формы в свою очередь разделяются на более мелкие единицы, заражающие какой-либо один или группу близких сортов пшеницы и носящие название физиологических рас. Выявляются они при помощи заражения определенной группы сортов. Расы разделяют на более узкоспециализированные биотипы.

Внутривидовые различия известны и у продуцентов антибиотиков и других физиологически активных веществ, которые называют изолятами и штаммами. Например, у одного из продуцентов пенициллина — гриба *Penicillium chrysogenum* — есть штаммы разной степени антибиотической активности вплоть до таких, которые совсем не образуют антибиотик, хотя по всем признакам и относятся к указанному виду.

Такого же рода внутривидовые различия известны и у водорослей. Там применяют термин подвида, связанный с основным видом по морфологии и отчасти экологическим особенностям, имеющий какие-либо отличия и занимающий в природе определенное место. Крупный альголог А. П. Скабичевский считает, что подвид — производное вида, способный превратиться в новый вид. Подвиды известны и у других низших растений. Есть у водорослей и формы, возникающие вследствие мутационного процесса.

Близкородственные виды включают в роды, роды — в семейства, семейства — в порядки, объединяемые в классы, а последние — в отделы. Под отделами понимают или отдельные стволы эволюции, или части этих стволов, имеющие общий длительный этап исторического развития, отделившиеся от основного ствола в связи с изменением условий существования.

Наука о низших растениях дала начало нескольким научным дисциплинам. Микробиология занимается изучением бактерий и близких к ним организмов, их биологии, роли в природе, практического значения. Микология те же вопросы исследует у грибов, вирусология —

у вирусов, альгология — у водорослей, лишенология — у лишайников.

В последние годы внутри этих дисциплин выделяются частные отрасли науки. Например, микология состоит из следующих разделов. Общая микология занимается вопросами систематики, географии, биологии, физиологии, генетики, экологии и эволюции грибов. В задачи сельскохозяйственной микологии входят изучение особенностей развития грибов как возбудителей болезней растений, характера их воздействия на них, взаимоотношений паразитных грибов и растений и, наконец, разработка способов борьбы с грибными болезнями растений и животных. Здесь же исследуется роль грибов в круговороте веществ в природе, в почвообразовательном процессе и т. п. Медицинская и ветеринарная микология занимается изучением грибов как возбудителей болезней человека и животных и способов борьбы с ними. Промышленная (техническая) микология рассматривает грибы как продуценты физиологически активных веществ, выявляя возможность использования этих веществ в народном хозяйстве (антибиотики, ферментные препараты и др.). Эта же отрасль микологии разрабатывает способы промышленного разведения грибов, а также мероприятия по защите поврежденных грибами материалов и изделий. Существует также почвенная, водная микология и др.

ВИРУСЫ

В и р у с ы — большая группа организмов, отличающихся очень мелкими размерами (как правило, меньше 200 нм), отсутствием клеточного строения и облигатно-паразитическим способом существования. В связи с тем что вирусы невозможно наблюдать с помощью светового микроскопа и выращивать на искусственных питательных средах, их обнаружение и изучение представляют большие трудности. Они вызывают тяжелые заболевания растений, животных и человека и поэтому привлекают к себе пристальное внимание. Первые обнаруженные на рубеже XIX и XX вв. вирусы оказались возбудителями серьезных болезней — мозаики табака, ящура крупного рогатого скота, желтой лихорадки человека. Открытие вирусов связано с работами русского ботаника Д. И. Ивановского, который в 1892 г. описал некоторые свойства вируса табачной мозаики, отличающие его от бактерий. В настоящее время патогенные вирусы известны для большинства растений и животных, и если у какой-то группы организмов они не найдены, то это вызвано скорее всего недостаточной изученностью данной группы. Например, наибольшее практическое значение среди низших организмов имеют бактерии — возбудители инфекционных болезней человека. Паразитирующие на них вирусы (бактериофаги) были обнаружены еще в первой четверти XX в. Через 30 лет в связи с развитием антибиотической промышленности начали широко изучать актиномицеты. При этом оказалось, что почти все они имеют специфические вирусы — актинофаги. Первый гриб, у которого был обнаружен вирус, — культивируемый шампиньон. Вслед за ним вирусы были найдены у дрожжей и пенициллов, т. е. объектов практически важных и поэтому более подробно изученных.

С развитием методов электронной микроскопии, препаративной и аналитической биохимии стало возможным не только увидеть вирусы, но и изучить их химический состав и строение.

Лучше других изучены вирусы, поражающие бактерии, высшие растения и теплокровных животных.

Б а к т е р и о ф а г и имеют своеобразное строение: большинство состоит из головки, хвостового отростка и нитей отростка. Нити, соединяясь со специфическими участками на оболочке восприимчивой бактерии (рецепторами), обеспечивают адсорбцию фага на бактериальной клетке (рис. 1). В хвостовом отростке содержится фермент лизоцим, растворяющий бактериальную оболочку в месте прикрепления, и имеется механизм, прокалывающий разрыхленные ферментом слои, в результате чего содержимое фага внедряется внутрь клетки. Через 15—30 мин после заражения оболочка клетки разрывается, и клетка лизируется, освобождая потомство фага, которое насчитывает несколько сотен новых частиц. Диффундируя в окружающую среду, они заражают



Рис. 1. Адсорбция частиц бактериофага на поверхности бактериальной клетки

новые клетки, вызывая их лизис. Если фагом заражена жидкая культура бактерии, то через некоторое время в результате лизиса клеток бульон просветляется. При заражении бактериальной пленки (газона), растущей на плотной среде в чашке Петри, на газоне появляются стерильные пятна (бляшки), морфология которых зависит от наследственных свойств фага и бактерии и условий выращивания (рис. 2).

Вирусы высших растений в отличие от бактериофагов не имеют механизмов активного прободения клеточной оболочки, поэтому они могут попадать внутрь растений только через ранки. Некоторые вирусы легко проникают через мельчайшие механические поранения, всегда имеющиеся на листьях и корнях растений (вирусы табачной мозаики, Х-вирус картофеля), большинство же попадает в растения с помощью переносчиков — насекомых с сосущим ротовым аппаратом (тли, цикадки), клещей, фитонематод и хит-

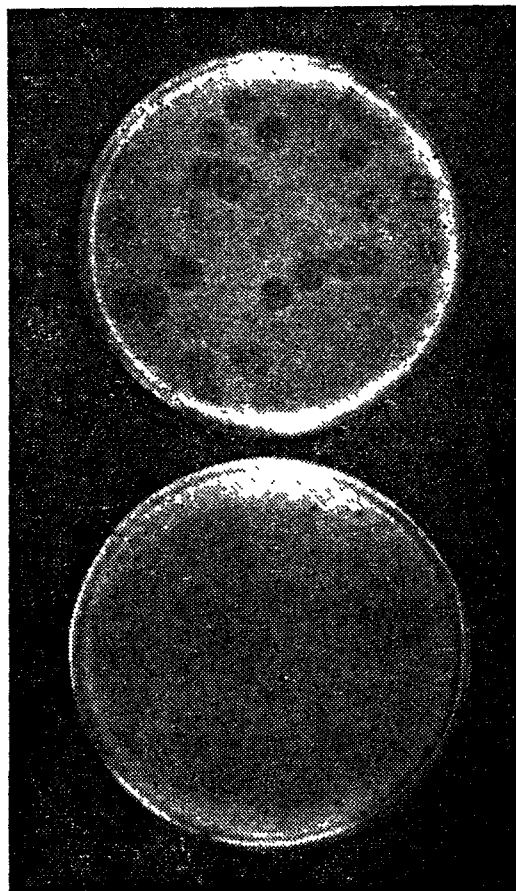


Рис. 2. Бляшки, образованные на газоне кишечной палочки различными бактериофагами



Рис. 3. Симптомы поражения листьев фасоли вирусом обыкновенной мозаики фасоли

ство из них находится внутри защитных белковых образований, сохраняющихся даже после разложения погибшего от болезни насекомого. Белковые капсулы, внутри которых содержится одна вирусная частица, называют г р а н у л а м и; капсулы, содержащие большое число частиц, — полиэдрами. Эти капсулы, попадая внутрь насекомого с пищей, растворяются в желудке, который имеет щелочное значение pH, и освобождают вирусные частицы. Такие вирусы поражают в основном личинок бабочек — гусениц, вызывая у них болезни — гранулезы и полиэдрозы. Широко известен полиэдроз (желтуха) тутового шелкопряда, наносящий значительный урон шелководству.

Вирусы теплокровных животных и человека весьма разнообразны. Они могут поражать дыхательные пути, вызывая катары и сходные болезни (вирус гриппа, аденовирусы), нервную систему (вирусы полиомиелита, бешенства, энцефалитов), кровеносную систему (вирусы инфекционной желтухи, желтой лихорадки) и другие органы и ткани. Большая группа вирусов служит причиной возникновения злокачественных опухолей у птиц, млекопитающих и человека (вирусы саркомы кур, полиомы и др.). Для изучения вирусов ими заражают оплодотворенные куриные эмбрионы, которые служат хорошей питательной средой для

ридиевых грибов (*Olpidium brassicae*, *Polymyxa graminis* и др.). Переходя с больных растений на здоровые, эти организмы передают вирусы в процессе питания.

Внутри растений одни вирусы локализируются в паренхимных клетках, разрушая хлорофилл и вызывая мозаичную окраску листьев (вирусы группы мозаик). Важнейшие представители этой группы — вирусы мозаики табака, свеклы, фасоли (рис. 3), X- и Y-вирусы картофеля. Другие вирусы (группы желтух) попадают в сосудистую систему, вызывая различные уродства — карликовость, «ведьмины метлы», позеленение цветков, скручивание листьев. Важнейшие представители желтух — вирусы закручивания листьев картофеля (рис. 4) и др.

Вирусы насекомых отличаются тем, что большин-

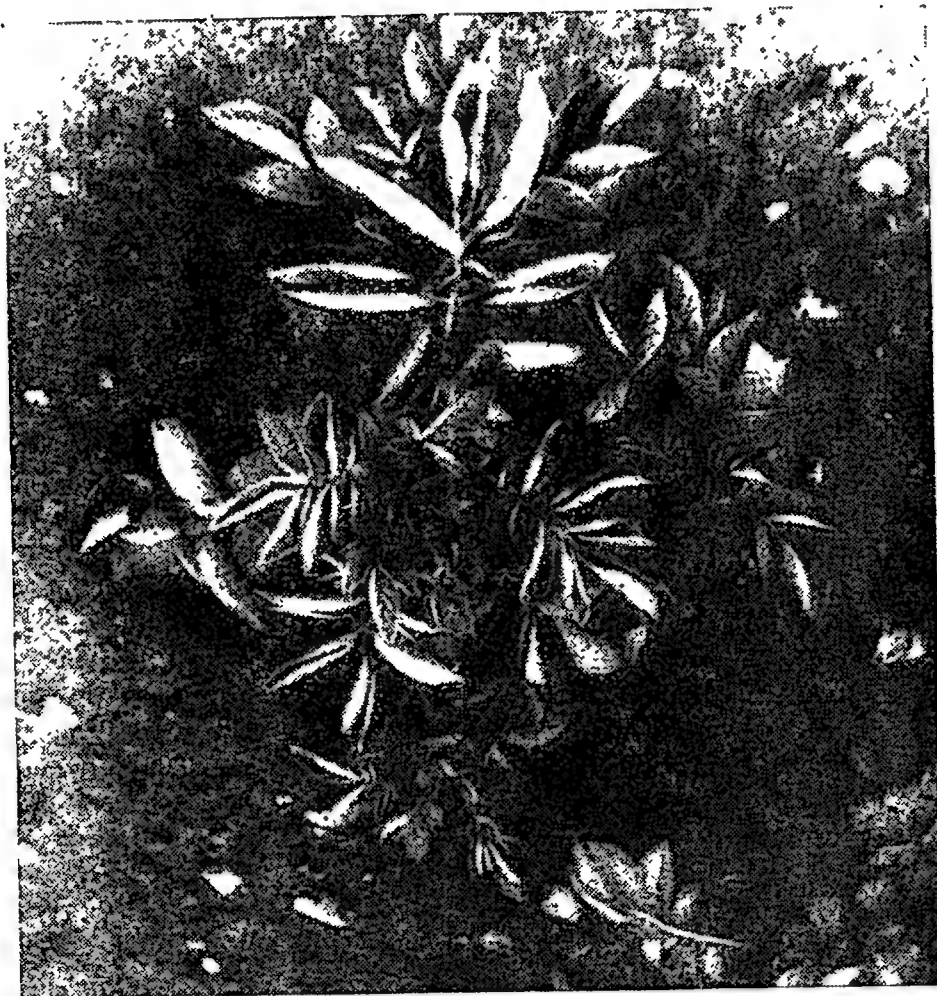


Рис. 4. Поражение картофеля вирусом скручивания листьев

многих вирусов, или клетки культуры живой ткани. Несмотря на большое разнообразие, все вирусы объединяют общие черты.

Химический состав. Большинство вирусов состоит лишь из белка и нуклеиновой кислоты. Белок многих вирусов, таких, как вирус табачной мозаики, полиомиелита и др., представлен большим числом одинаковых молекул. У других вирусов имеется несколько типов белка. Так, у бактериофагов различные молекулы белка составляют головку, отросток, фермент лизоцим и др. В отличие от всех других организмов в состав вирусных частиц входит лишь один тип нуклеиновой кислоты (у большинства вирусов растений — РНК, у вирусов насекомых — ДНК, у различных бактериофагов и вирусов животных — РНК или ДНК). Наиболее сложно устроенные вирусы (вирусы оспы, гриппа и др.) помимо белка и нуклеиновой кислоты имеют липиды и углеводы.

Строение. У всех вирусов молекула нуклеиновой кислоты находится внутри частицы и окружена симметрично расположенными молекулами белка. Чаще всего у вирусных нуклеопротеидов, называемых нуклеокапсидами, наблюдается два типа симметрии — спиральный и кубический. В первом случае белковые молекулы (субъединицы)

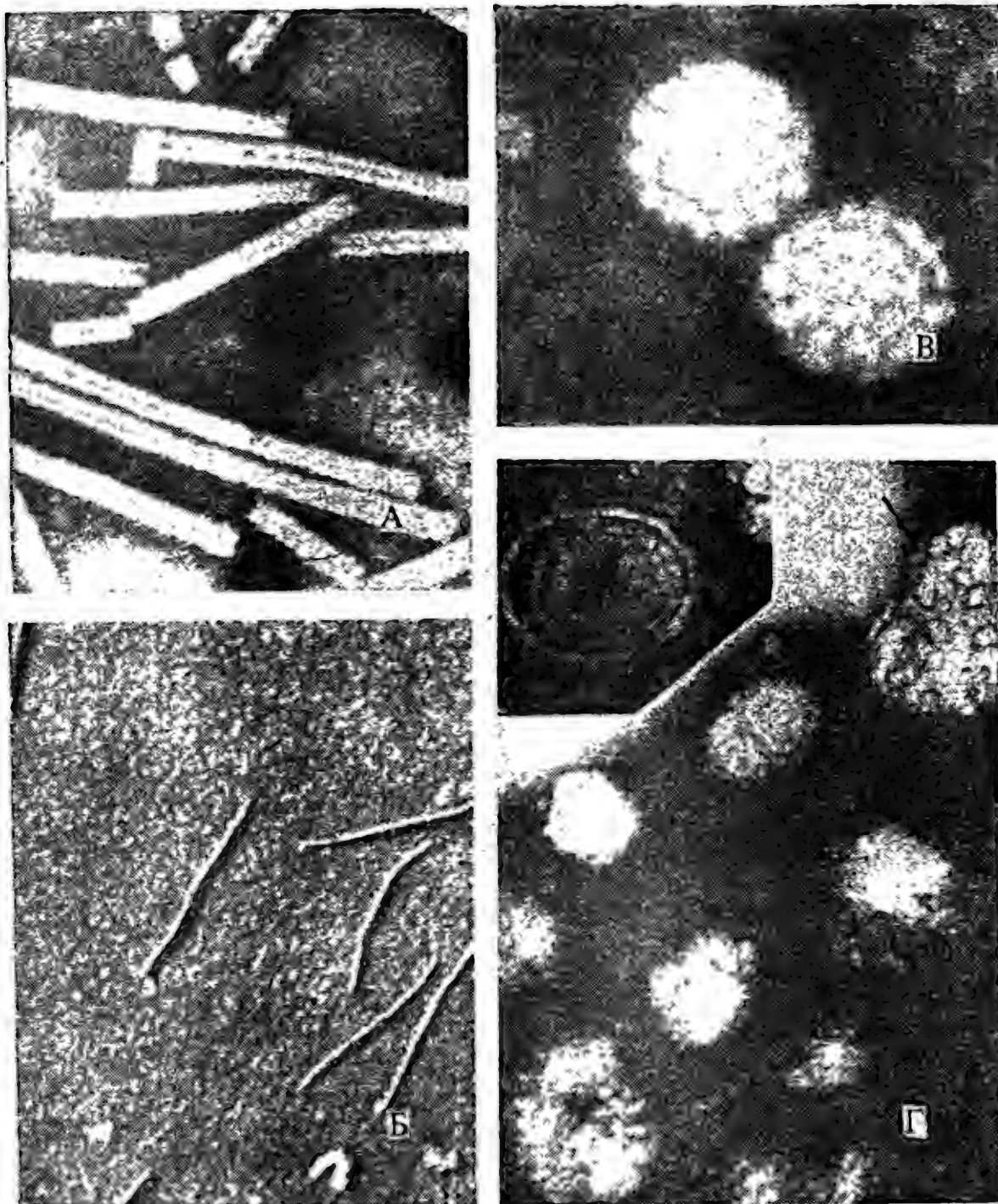


Рис. 5. Морфология некоторых вирусов: А — табачной мозаики; Б — вируса обыкновенной мозаики фасоли; В — вируса полиомиелита; Г — вируса чумы птиц

образуют вокруг нити РНК спираль с плотно прижатыми друг к другу витками. Такие вирусы имеют вид жестких палочек (вирус табачной мозаики — рис. 5, А) или гибких нитей (вирус Х-картофеля, мозаики фасоли — рис. 5, Б). При кубической симметрии группы белковых молекул — капсомеры — образуют вокруг молекулы нуклеиновой кислоты правильный многоугольник — нуклеокапсид (вирусы некроза

табака, полиомиелита — рис. 5, В). Так устроены простые вирусы. Сложные вирусы кроме нуклеокапсида имеют белково-липидную оболочку (вирусы гриппа, бронзовости томатов, чумы птиц — рис. 5, Г). На поверхности оболочки этих вирусов расположены молекулы гликопротеинов, углеводные участки которых выполняют функции рецепторов в процессе адсорбции вирусных частиц на мембране животных клеток.

Инфекционный процесс впервые был исследован у бактериофагов американскими вирусологами А. Херши и М. Чейз. Они заражали фагом бактерии, у которых стабильные изотопы фосфора и серы были заменены на радиоактивные. Потомство фага получило таким образом белок, меченный серой, и нуклеиновую кислоту, меченную фосфором. Меченый фаг вносили в суспензию бактериальных клеток, и после адсорбции частиц фага на бактериях сильным встряхиванием отделяли частицы фага от клеток. Бактерии осаждали центрифугированием и определяли радиоактивность в осадке (бактериальные клетки) и надосадочной жидкости (оторванные частицы фага). Оказалось, что весь радиоактивный фосфор находится внутри бактерий, а почти вся сера — вне их. Так было показано, что бактериофаг впрыскивает в бактерию лишь нуклеиновую кислоту, которая служит единственным посредником между поколениями фага. Вскоре после этих опытов немецкому и американскому биохимикам Г. Шрамму и Г. Френкелю-Конраду удалось разделить частицу вируса табачной мозаики на составляющие ее компоненты — белок и РНК. Заразить листья табака вирусным белком не удалось, в то время как при заражении РНК в листьях образовались типичные частицы вируса табачной мозаики. Исследования советского вирусолога В. М. Жданова показали, что частица вируса гриппа вскоре после проникновения в клетку животного освобождается от белка, молекулы которого разрушаются ферментами клетки. Таким образом, у разных вирусов роль нуклеиновой кислоты в инфекционном процессе очень высока.

Попав в клетку, нуклеиновая кислота вирусов чаще всего проникает в ядро и становится матрицей для последовательного синтеза ферментов (ранних белков), которые принимают участие в синтезе новых молекул вирусной нуклеиновой кислоты и структурного белка. «Строительный материал» и энергия потребляются из клетки хозяина, которая вследствие этого ослабляется или даже погибает.

Система вирусов

В большинстве прежних классификаций вирусы группировались по их хозяевам (вирусы растений, животных и т. д.). Советский вирусолог В. Л. Рыжков ввел более рациональную систему вирусов, учитывающую как их биологические свойства, так и их химический состав. Он разделил вирусы на пять классов: бактериофаги; мелкие, РНК-содержащие вирусы растений и животных; вирусы растений и животных, передающиеся членистоногими; вирусы насекомых с белковыми капсулами; крупные вирусы животных и растений, имеющие оболочку и липиды. В настоящее время большинство вирусологов придерживаются классификации, которая учитывает следующие свойства: 1) тип нуклеи-

новой кислоты (ДНК или РНК) и процентное содержание ее в частице; 2) наличие или отсутствие оболочки; 3) тип симметрии; 4) длина частицы (для вирусов со спиральной симметрией), количество капсомеров (для вирусов с кубической симметрией).

Вирусы, одинаковые по всем этим признакам, объединяют в группы, которые дифференцируются по кругу хозяев, инфекционному процессу, серологическим свойствам и т. п. Например, группа вируса табачной мозаики содержит большое число штаммов, различающихся по симптомам, вызываемым ими на растениях, и другим свойствам; группа вируса гриппа разделяется на вирусы А, В и С, которые в свою очередь состоят из большого числа серологических подтипов.

Природа вирусов

Вирусы — обособленная группа, резко отличающаяся от всех клеточных организмов. У них отсутствуют такие присущие всему живому признаки, как клеточное строение, рост особи, деление пополам (или почкование), запасание энергии в макроэргических молекулах. Такие отличия от присущих всему живому свойств, как деление перед репродукцией на отдельные составляющие молекулы и совмещение функций носителя информации и белковой матрицы в одной молекуле нуклеиновой кислоты, заставляют многих исследователей отказывать вирусам в праве называться живыми организмами. По их мнению, вирусы — это какие-то структуры, приобретшие способность к саморепродукции и ведущие вследствие длительной эволюции паразитическое существование.

О близости вирусов к нормальным клеточным органеллам свидетельствует открытие вироидов. Было выяснено, что возбудители некоторых болезней растений (веретеновидности клубней картофеля, экзокортикоза цитрусовых) представляют собой очень короткую нить РНК, устойчивую к ферменту рибонуклеазе и поэтому способную длительное время существовать и репродуцироваться в растительной клетке. Вироид обладает инфекционностью и патогенностью, но не может быть назван организмом.

Важные факты в этом направлении были получены также при изучении взаимоотношений бактерий и бактериофагов. Некоторые фаги, названные умеренными, могут находиться в зараженной клетке в двух состояниях: 1) в автономном, при котором фаг размножается в цитоплазме и вызывает образование потомства и лизис клетки, и 2) в интегрированном, при котором фаговая ДНК, попадая в клетку, не вызывает образования потомства и лизиса клетки, а прикрепляется к ДНК бактерии и удваивается лишь при клеточных делениях, т. е. становится как бы частью бактериального генома.

В автономном и интегрированном состоянии могут находиться не только фаги. Известно, что некоторые штаммы кишечной палочки способны к своеобразному половому процессу — конъюгации с передачей фрагмента ДНК из одной клетки (донора) в другую (реципиент). Для того чтобы бактерия была способна к конъюгации, она должна обладать фактором пола (*F*), который может находиться как в цитоплазме,

так и в «ядре» бактерии. Находясь в цитоплазме, F-фактор существует автономно, и, лишь соединившись с нитью бактериальной ДНК, он стимулирует образование коңъюгационного мостика и передачу ДНК. Бактерии можно излечить от фактора антивирусными препаратами, например акридином, и, наоборот, можно заразить, превратив клетку-реципиент в клетку-донор. Таким образом, половой фактор является инфекционным. Следовательно, инфекционность — необязательный атрибут живого. Нуклеопротеидные частицы, которые подобно умеренным фагам и фактору пола могут находиться в автономном и интегрированном состояниях, французский генетик Ф. Жакоб назвал эписомами (плазмидами). Свойствами плазмид обладают бактериицины (вещества, убивающие чувствительных бактерий), факторы устойчивости многих бактерий к различным антибиотикам, факторы вирулентности клубеньковых бактерий к разным видам растений, т. е. факторы, очень далекие от самостоятельных организмов. Таким образом, эписомы и плазмиды служат мостом, соединяющим нормальные клеточные органеллы и вирусы в непрерывный ряд. Через плазмиды вышеприведенная точка зрения на природу вирусов соединяется с диаметрально противоположными взглядами (Р. Грин, В. Л. Рыжков). Согласно их представлениям, вирусы — продукты регрессивной эволюции бактерий или простейших, которые в связи с облигатно-паразитическим образом жизни утратили ряд структур и функций и превратились в целиком зависимых от хозяина паразитов и даже симбионтов на молекулярном уровне. Эта точка зрения соответствует популярным сейчас взглядам о симбиогенетическом происхождении нормальных клеточных органелл (митохондрий, хлоропластов и т. п.).

Практическое значение вирусов

Многие вирусы вызывают тяжелые болезни. От эпидемий гриппа погибло людей больше, чем от других инфекционных болезней. Опаснейшим заболеванием крупного рогатого скота является ящур. Вирусные болезни картофеля, плодовых и других культур резко снижают урожайность и ухудшают качество сельскохозяйственной продукции.

Борьба с вирусными болезнями затруднительна, так как большинство препаратов, действующих на них, ядовито для клеток хозяина. Поэтому основные способы защиты от вирусных болезней — профилактика, карантинные мероприятия. Новые возможности в борьбе с вирусами открылись после того, как было обнаружено антивирусное вещество — интерферон, образующийся в зараженных вирусами клетках животных.

Известны случаи использования вирусных болезней вредных животных против их массового размножения. Например, единственным действенным средством борьбы с кроликами, расплодившимися в Австралии, оказалось заражение их вирусом миксомы, который вызвал губительную эпизоотию. В некоторых странах успешно применяют опрыскивание лесов суспензиями вирусных полиэдров для борьбы с листо- и хвоегрызущими насекомыми.

При лечении дизентерии и холеры иногда применяют препараты соответствующих бактериофагов.

ОТДЕЛ ДРОБЯНКИ (SCHIZOPHYTA)

Свое название дробянки получили за способ размножения — простое деление, сопровождающееся делением ядерного аппарата.

Представители этого отдела составляют самую многочисленную группу прокариот — около 3000 видов. Подавляющее большинство дробянок гетеротрофы, небольшое количество автотрофы (фото- и хемоавтотрофы). Питаются дробянки путем всасывания веществ через клеточную стенку. Среди них есть аэробы и анаэробы.

К дробянкам относятся бактерии, актиномицеты, миксобактерии, микоплазмы и спирохеты. Эти микроскопически малые организмы чрезвычайно широко распространены во всех средах обитания.

Цитология дробянок типична для прокариот (рис. 6, А): Ядерный аппарат их обычно называют нуклеоидом, что в переводе с латинского означает «подобный ядру». Нуклеоид не отделен от цитоплазмы клетки ядерной мембраной, представляя более простую форму организации ядерного аппарата. У дробянок отсутствует ядрышко, нет высокоорганизованных хромосом, причем число их обычно не превышает единицы. Например, у бактерий генетический материал представлен одной гигантской (обычно кольцевой) молекулой ДНК. Эта молекула носит название бактериальной хромосомы и в электронном микроскопе имеет вид микрофибриллярной структуры, заполняющей полость нуклеоида. Плотность упаковки ДНК в нуклеоидах обычно ниже, чем в истинных ядрах. В клетках дробянок нить ДНК (хромосома) прикрепляется какой-либо частью к цитоплазматической мембране или ее выростам с помощью специфических белков. Таким образом, цитоплазматическая мембрана у дробянок принимает участие в делении нуклеоида и, по-видимому, выполняет ту же функцию, что и веретено у эукариотных организмов. Необходимо отметить, что в ядерном аппарате дробянок не обнаруживаются белки гистоны, которые, как правило, присутствуют в хромосомах эукариот.

У дробянок неизвестны митоз и мейоз; половой процесс, если он имеется, происходит по типу копуляции. Смена ядерных фаз (диплоидной или гаплоидной) у дробянок не наблюдается.

Из других важных отличий следует отметить отсутствие в клетках дробянок ряда органелл, содержащихся в клетках эукариот. У них нет митохондрий, но их функции выполняют выросты и складки цитоплазматической мембраны, а также мезосомы — сложные мембранные структуры, образующие самостоятельные тельца, иногда отделяющиеся от цитоплазмы собственной мембраной. Кроме того, мезосомы выполняют функции аппарата Гольджи. Эти структуры известны только у прокариот и не обнаруживаются в клетках эукариот.

Прокариоты не имеют пластид. У фотоавтотрофных бактерий фотосинтетический аппарат образован мембранными структурами разного

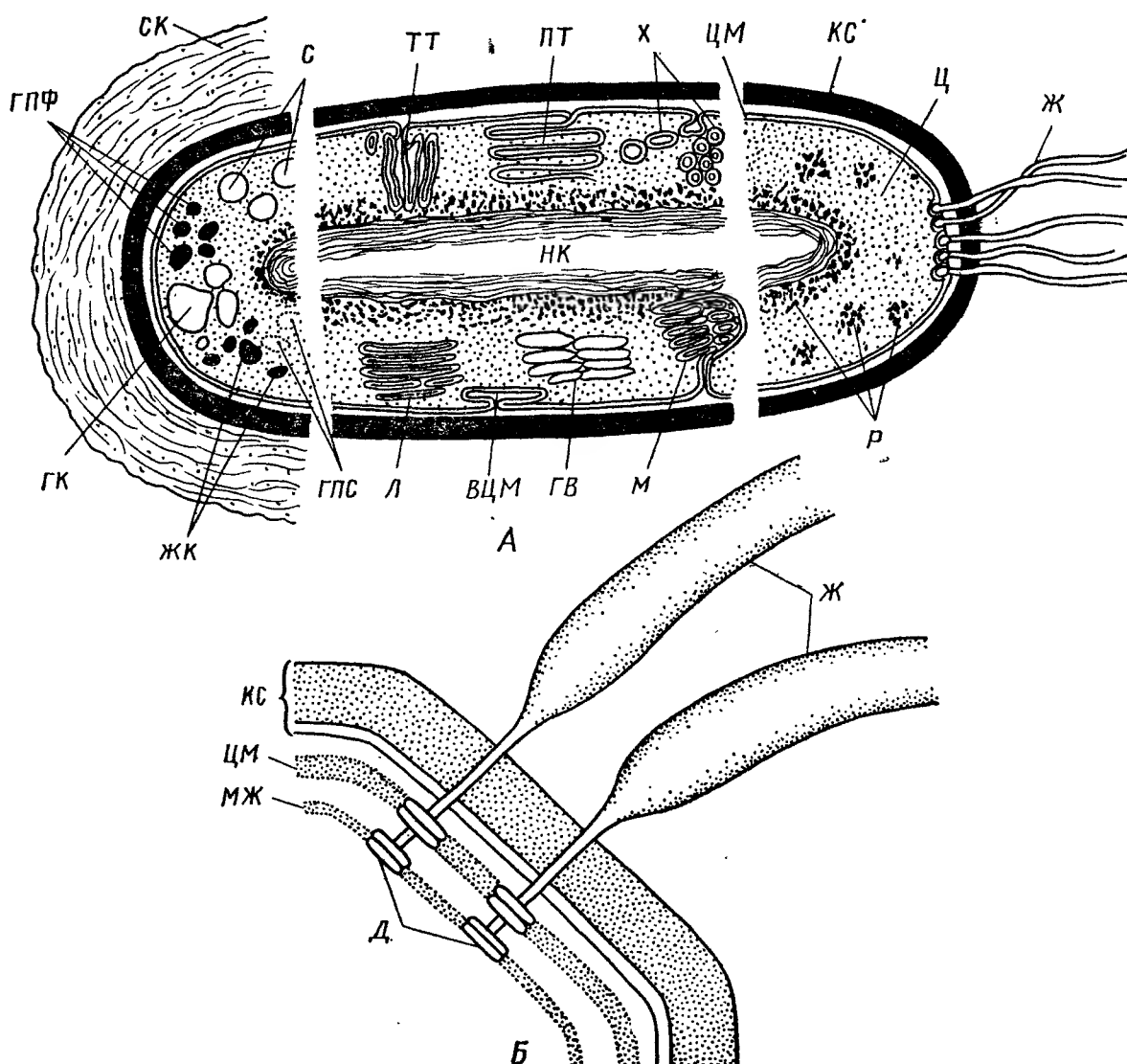


Рис. 6. Клетка бактерий. А — схема строения клетки (по Г. Шлегелю, 1972); Б — схема прикрепления жгутиков (по Т. Броку, 1970):

КС — клеточная стенка, ЦМ — цитоплазматическая мембрана, МЖ — мембрана жгутиков, Д — пары дисков, служащих для закрепления жгутиков, Ж — жгутики, НК — нуклеонд, Ц — цитоплазма, Р — рибосомы, ГК — гранулы поли-β-оксимасляной кислоты, ЖК — жировые капельки, С — включения серы (имеются не у всех бактерий), ГПС — гранулы полисахарида, ГПФ — гранулы полифосфата, Л — ламеллы, ВЦМ — выросты цитоплазматической мембраны, ГВ — газовые вакуоли (не у всех бактерий), М — мезосома, ТТ — трубчатые тилакоиды, ПТ — пластинчатые тилакоиды, Х — так называемые хромофоры, СК — слизистые капсулы (имеются не у всех бактерий).

Примечания: основные структуры изображены в правой части рисунка, запасные вещества показаны в левой части рисунка, дополнительные мембранные структуры, встречающиеся у фотосинтезирующих бактерий, — в центральной верхней части

строения: тилакоидами, трубочками, пузырьками (их иногда называют по аналогии с водорослями хромофорами) и др. Эти структуры находятся непосредственно в цитоплазме, и на них сосредоточены фотосинтетические пигменты. Последние представлены бактериохлорофиллами *a*, *b*, *c*, *d* и каротиноида-

м и. По химическому строению эти пигменты отличаются от пигментов водорослей и высших растений (Е. Н. Кондратьева, 1972).

По строению клеточной стенки дробянки также существенно отличаются от эукариот. В составе клеточных стенок у дробянок отсутствуют хитин и целлюлоза, характерные для грибных или растительных клеток. Опорный каркас стенок образован гликопептидом (мукопептидом) муреином. Его основу составляет полимер, сложенный последовательно чередующимися мономерами: N-ацетилглюкозамином и N-ацетилмурамовой кислотой (оба производные глюкозы), соединенными друг с другом гликозидными связями. К N-ацетилмурамовой кислоте присоединяются молекулы L-аланина, D-глутаминовой кислоты, лизина или мезодиаминопимелиновой кислоты и D-аланина. Полимеризуясь, эти компоненты образуют сложную трехмерную структуру — муреиновый комплекс или муреиновый каркас клеточной стенки, на котором располагаются молекулы фосфолипидов, липополисахаридов, липопротеидов. Следует отметить присутствие в клеточных стенках дробянок D-форм аминокислот, которые не встречаются у других организмов. Клеточные стенки дробянок обладают ригидностью (т. е. жесткостью), что позволяет их клеткам сохранять постоянную форму.

Более просто устроены и жгутики у подвижных форм дробянок. Они не имеют сложной структуры, характерной для эукариот, и представляют собой простую фибриллярную нить, построенную из белка флагеллина. Жгутики берут свое начало под цитоплазматической мембраной, закрепляясь там с помощью пары дисков (рис. 6, Б). Подобная организация жгутиков характерна для всех бактерий и актиномицетов.

Таковы основные цитологические отличия дробянок от эукариот.

Систематика дробянок

Систематика дробянок еще крайне несовершенна. Условно их относят к царству растений (Plantae), однако связи дробянок с высшими растениями или водорослями не доказаны.

В настоящее время имеется тенденция выделять прокариоты в самостоятельное царство. Так делают в своих работах американские биологи Р. Меррей (R. Murrey, 1968), Р. Уиттекер (R. Whittaker, 1969), советский ботаник Д. К. Зеров и ряд других ученых. Выделение прокариот в таком высоком таксономическом ранге отражает особенности их строения, но еще не стало общепринятым. Поэтому в данном учебнике материал будет изложен по традиционной системе и дробянки будут рассмотрены как низший отдел царства растений.

Филогенетические связи между отдельными группами дробянок во многом еще не ясны, хотя можно выделить целый ряд групп, представители которых имеют общее происхождение. В целом же построить филогенетическую систематику дробянок пока не представляется возможным. Во всяком случае такие системы были бы весьма спорны.

В последнее время наибольшее распространение получили две системы дробянок: первая изложена в «Руководстве Берджи по определению бактерий», вторая предложена советским микробиологом Н. А. Красильниковым.

В руководстве Берджи принят в основном эмпирический подход к проблеме систематики дробянок. В последнем (восьмом) издании этого руководства, вышедшем в свет в 1974 г.¹, царство прокариот включает два отдела: цианобактерии, или синезеленые водоросли, и бактерии. Последний условно поделен на 19 частей (групп), различающихся существенными признаками. В одних группах дробянки собраны согласно строгим филогенетическим принципам и объединены в порядки и семейства, в других же группах их подборка носит случайный характер.

Основная цель руководства Берджи — облегчить определение бактерий, поэтому почти не имеет значения, как расположены в нем группы и роды. Главное — составление эффективных ключей и таблиц для определения родовой принадлежности неизвестного организма².

Система дробянок, предложенная Н. А. Красильниковым (1949, 1970), отличается от системы Берджи как принципом выделения, так и рангом некоторых таксонов. Согласно системе Красильникова, дробянки можно разделить на следующие классы: истинные бактерии или эубактерии (Eubacteria), актиномицеты (Actinomycetes), миксобактерии (Muxobacteria), спирохеты (Spirochaetae), микоплазмы (Mollicutes).

В настоящем учебнике материал изложен по системе Н. А. Красильникова с некоторыми модификациями.

КЛАСС ЭУБАКТЕРИИ — EUBACTERIA

Основные признаки класса совпадают с характеристикой типа дробянок.

Большинство бактерий одноклеточны, однако имеются и многоклеточные организмы, образующие трихомы (тела), напоминающие по строению синезеленые водоросли, но не содержащие фотосинтезирующих пигментов. Таковы, например, представители порядков Chlamydo bacteriales, Caryophanales, Beggiatoales.

Размеры бактериальных клеток у разных представителей колеблются от долей микрометра (0,1—0,5) до нескольких десятков микрометров. Большинство же одноклеточных бактерий имеют размеры около 0,6—1 мкм в диаметре и не более 5 мкм в длину.

Бактерии не отличаются морфологическим многообразием. Среди одноклеточных — бактерий можно выделить следующие формы (рис. 7, А): кокки, или шаровидные клетки, палочки, имеющие форму вытянутого цилиндра, вибрионы — изогнутые палочки, спириллы — спирально изогнутые палочки, ториды — сильно изогнутые клетки, напоминающие незамкнутое кольцо, звезды — клетки, похожие на морские звезды, а также клетки, имеющие форму многогранников (открыты Д. И. Никитиным). Большое таксономическое значение имеет взаимное расположение клеток, возникающее при их деле-

¹ Buchanan R. E., Gibbons N. E. (eds.) *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 8 th ed., Baltimore, 1974.

² См.: Гусев М. В. и Минеева Л. А. *Микробиология*, 1978; Стейнер Р., Эдельберг Э. и Ингрэм Дж. *Мир микробов*, т. 3, 1979.

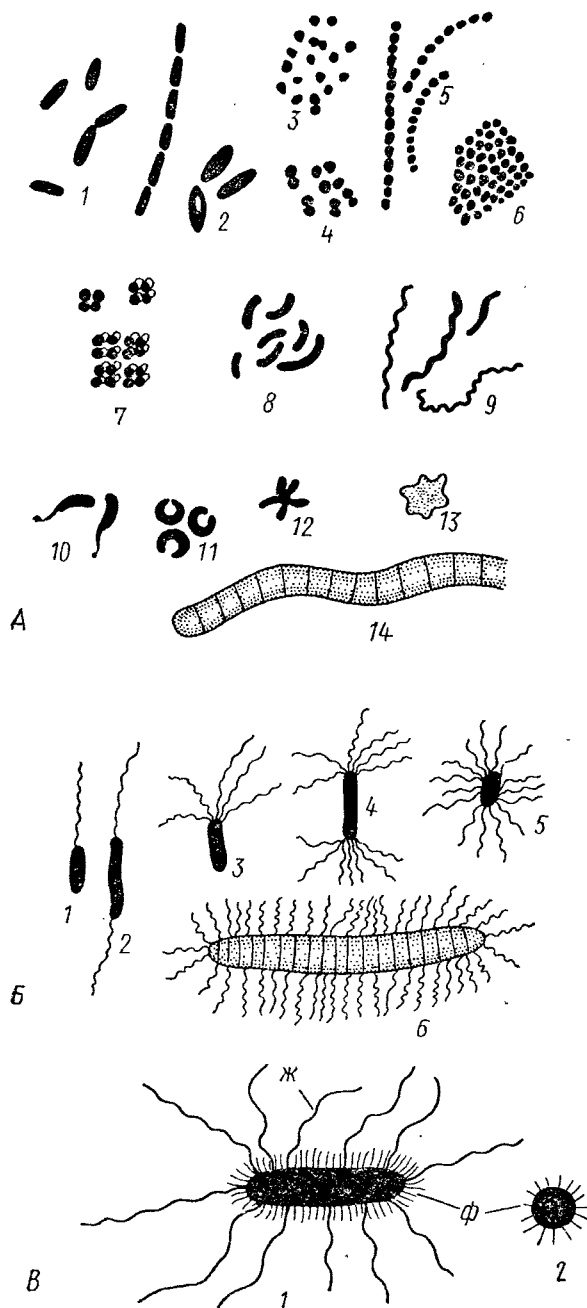


Рис. 7. Морфология бактерий и основные типы расположения жгутиков (по Т. Броку, 1970; Г. Шлегелю, 1972, и «Жизни растений», т. 1, 1974). А — формы бактерий:

1 — палочковидные бактерии, 2 — веретеновидные палочки (*Clostridium*), 3 — кокковидные бактерии, 4 — диплококки, 5 — стрептококки, 6 — стафилококки; 7 — сарцины; 8 — вибрионы, 9 — спирали, 10 — стебельковые бактерии (на примере *Caulobacter*); 11 — тороиды, 12 — звездообразные бактерии, 13 — шестиугольные клетки; 14 — пример многоклеточной бактерии (*Beggiatoa*);

Б — основные типы расположения жгутиков на клетках бактерий:

1 — монополярный монотрих, 2 — биполярный монотрих, 3 — монополярный политрих (лофотрих), 4 — биполярный политрих (амфитрих), 5 — перитрих, 6 — многоклеточная бактерия с перитрихальным расположением жгутиков (на примере *Caryophanon*);

В — фимбрии (φ) и жгутики (ж):

1 — палочковидная, 2 — кокковидная бактерия

нии. Кокковидные клетки, расположенные попарно, получили наименование диплококков; кокки, при делении не распадающиеся и соединенные в цепочки клеток, называют стрептококками, кокковидные бактерии, при делении образующие скопления, напоминающие виноградную кисть, получили название стафилококков. Иногда кокковидные бактерии, делясь в трех плоскостях, формируют структуры, напоминающие кубики. Такие бактерии называют сарцинами (рис. 7, А). Примерами многоклеточных бактерий могут служить *Beggiatoa* (рис. 7, А) и *Caryophanon* (рис. 7, Б).

Внутреннее строение бактериальной клетки типично для прокариот (см. рис. 6), поэтому нет необходимости подробно на нем останавливаться. Отметим только некоторые специфические детали.

С особенностями строения клеточной стенки бактерий тесно связан такой важный таксономический признак этих организмов, как окраска по Граму. Этот способ окраски был предложен в 1884 г. немецким ученым К. Грамом. Суть его заключается в окраске фиксированных клеток прокариот основным красителем — кристаллическим фиолетовым (кристаллвиолетом) и последующей обработке препаратов раствором йода. Йод образует с

кристаллвиолетом комплекс, нерастворимый в воде и слабо растворимый в спирте или ацетоне. После обработки препаратов спиртом у одних видов образовавшийся комплекс вымывается из стенок и они обесцвечиваются. У других видов комплекс прочно связывается с клеточной стенкой и не вымывается. Такие клетки остаются синими. Обычно после обработки спиртом следует еще одна окраска (например, фуксином) для контрастирования обесцвеченных клеток. Бактерии, удерживающие комплекс иода и кристаллвиолета, называются грамположительными, а обесцвечивающиеся в спирту — грамотрицательными.

При анализе строения клеточных стенок установлено, что у грамположительных бактерий муреиновая сеть многослойна, ее масса может достигать 90 % от массы сухого вещества всей стенки. У грамотрицательных бактерий муреиновый комплекс составляет всего 5—15 % от массы клеточной стенки и расположен в один слой. Поверх муреинового каркаса находится рыхлый белковый слой, который в свою очередь покрыт липополисахаридным и липопротеиновым слоями¹.

Поверх клеточной стенки многие бактерии имеют слизистый слой — капсулу (см. рис. 6, А), толщина которого у разных видов может значительно варьировать. Вещества капсулы чаще всего являются гидратированными полисахаридами, но иногда в них обнаруживаются гликопротеиды и полипептиды (например, в капсуле бацилл — *Bacillus*).

Цитоплазма молодых клеток бактерий более гомогенна, чем старых. У старых она сильно гранулирована. Многие из этих гранул представляют собой запасные питательные вещества: крахмал, гликоген, гранулезу, волютин, капли жира и т. п. У ряда бактерий могут быть обнаружены и другие включения. Например, у многоклеточной бактерии *Beggiatoa*, обитающей в серных источниках, клетки содержат капельки серы.

Нуклеоиды бактерий обычно располагаются в центре клетки. Деление их сопровождается делением клетки.

Многие бактерии способны к активному движению, которое, как правило, осуществляется с помощью жгутиков (см. рис. 6, 7, Б). Характер расположения жгутиков на бактериальной клетке — важный таксономический признак. Бактерии, имеющие только один жгутик, расположенный полярно (т. е. на конце клетки), называют монополярными монотрихами, а имеющие два одиночных жгутика, находящихся на концах клетки с двух сторон, — биполярными монотрихами. Бактерии с несколькими жгутиками, сосредоточенными на одном из концов клетки, называют монополярными политрихами (или лофотрихами). Если пучки жгутиков имеются на обоих концах клетки, такие бактерии называют биполярными политрихами (или амфитрихами). Бактерии, у которых жгутики покрывают всю поверхность клетки, называют перитрихами. Многоклеточные бактерии также могут иметь жгутики.

¹ По мнению многих ученых, окраска по Граму связана не только со строением клеточной стенки, но и с особенностями обмена веществ бактериальной клетки.

У многих видов бактерий на поверхности клеток можно обнаружить специфические очень тонкие (нитчатые) образования — фимбрии (рис. 7, В). Они отличаются от жгутиков и заметно тоньше их. Количество фимбрий на поверхности бактериальной клетки может достигать 400 и даже 700 шт. на одну клетку (чаще всего 200—400). Длина их колеблется от 0,3 до 1, реже до 4 мкм. Образуются фимбрии только у бактерий, не имеющих слизистых капсул. Химически они состоят из тех же соединений, что и жгутики (белки флагеллины и др.). Фимбрии не принимают участия в движении клеток. Функции их еще не совсем ясны. По мнению Д. Г. Звягинцева, они играют большую роль в явлениях адгезии (прикрепления к разным частицам) бактерий в почвах, илах или других субстратах, а также и в соединении (агрегации) клеток самих микроорганизмов. Последнее важно, например, при половом процессе.

Некоторые представители бактерий формируют споры. К их числу относятся виды семейства *Bacillaceae* и некоторые виды нитчатых бактерий. У бактерий известны два типа спор: эндогенные, образующиеся внутри клеток, и микроцисты, образующиеся из целой клетки.

По данным В. И. Дуды (1974), перед образованием эндоспор все нуклеоиды и весь хроматиновый материал сливаются в один хроматиновый тяж, располагающийся по центру клетки вдоль ее оси. Цитоплазма вокруг хроматинового тяжа уплотняется, образуя спорогенную зону. Эта зона вскоре отделяется от цитоплазмы материнской клетки мембраной (стадия проспории), а затем и стенкой. Последняя обычно трехслойная, поверх нее иногда нарастает экзоспория — поверхностный чехол. Ядерный материал находится в середине споры. Там же содержатся в неактивном и сильно обезвоженном состоянии ферменты и запасные вещества споры. Упаковка их плотная, поэтому сердцевина споры при световой микроскопии выглядит гомогенной, не имеющей различных структур. Между сердцевиной споры и ее стенкой расположен еще один промежуточный слой — кортекс. Он состоит из мукопептидов (муреин) и содержит также диаминопимелиновую и дипиколиновую кислоты. Последняя образует с ионами кальция и магния комплексные, или хелатные, соединения. По мнению многих ученых, устойчивость спор к неблагоприятным факторам связана именно с кортексом и с особым (сильно обезвоженным, близким к кристаллическому) состоянием органического вещества в центральной части. После полного созревания материнская клетка гибнет и, разрушаясь, освобождает споры. Следует иметь в виду, что споры бактерий служат не для целей размножения, как в других группах организмов, а скорее всего выполняют защитную функцию.

В состоянии покоя (анабиоза) могут находиться и вегетативные клетки бактерий. Например, в засуху или при замерзании бактериальные клетки частично обезвоживаются, цитоплазма их загустевает, а сама клетка слегка сжимается. В таком состоянии бактерии могут существовать долгое время, не теряя жизнеспособности. Споры бактерий могут сохраняться в почвах до нескольких или даже десятков лет (20—30 и более).

У некоторых бактерий известен половой процесс. Он состоит в прямом контакте двух клеток, при этом формируется (клеткой донором, выполняющей мужские функции) специальный вырост — копуляционный канал, по которому генетический материал (ДНК) передается в клетку-реципиент (имеющую женскую потенцию). Такой процесс носит название копуляции. Очень часто наблюдается передача не всей молекулы ДНК, а только ее фрагментов.

Известны и другие способы передачи наследственного материала у бактерий. Это трансформация и трансдукция. Первая осуществляется путем передачи ДНК, полученной от одной клетки, к другой живой клетке и включения его в хромосому последней. Происходит это, например, при искусственном внесении ДНК разрушенных клеток одной культуры в живую культуру другой бактерии. Таким образом, при трансформации прямой контакт клеток не обязателен. Трансформация возможна только между близкими видами бактерий. Трансдукция проявляется в переносе генетического материала от одной культуры к другой с помощью бактериофагов.

Бактерии отличаются очень высокой морфологической изменчивостью — полиморфизмом. Это проявляется в том, что клетки разного размера и активности находятся в одной и той же колонии (колонией называется совокупность клеток одного вида, образовавшаяся на поверхности субстрата в результате размножения одной или немногих клеток); в образовании колоний разного типа, например гладких (S-формы колоний), шероховатых (R-формы), карликовых и др. В неблагоприятных условиях возможно нарушение морфологии клеток. Например, при нарушении синтеза клеточных стенок (при действии пенициллина или других химических веществ) образуются L-формы клеток бактерий (вздутые клетки). Очень часто наблюдается измельчение клеток при действии неблагоприятного фактора. В благоприятных условиях эти морфологические аномалии исчезают.

Физиология бактерий настолько разнообразна, что обеспечивает им возможность существования практически в любых местообитаниях. Подавляющее большинство бактерий — сапротрофы, поэтому в природе их следует рассматривать (с экологической точки зрения) как редуценты, разрушающие в экосистемах мертвый органический материал и тем самым принимающие непосредственное участие в круговороте углерода. Жизнь на Земле была бы невозможна без такой деятельности бактерий и других микроорганизмов.

Хорошо известна роль бактерий во всех биогеохимических циклах на нашей планете. Они принимают участие в круговоротах химических элементов (например, углерода, железа, серы, азота, фосфора и многих других), а также в процессах почвообразования, в биосинтезе гуминовых (перегнойных) веществ, в биологическом выветривании (разрушении) горных пород и минералов. Тем самым от деятельности бактерий зависит плодородие почв. Известны крупные отложения гидроокисей железа (железных руд), в формировании которых участвовали многие поколения железобактерий. По мнению ряда ученых, высокие концентрации сероводорода в глубинах некоторых морей — следствие жизнедеятельности серобактерий.

С активностью бактерий связаны такие важнейшие процессы в природе, как симбиотическая (клубеньковые бактерии) и несимбиотическая (азотобактер и др.) фиксация молекулярного азота. Высшие растения такой способностью не обладают.

Очень многие виды бактерий человек использует в своей хозяйственной деятельности. При промышленном производстве столового уксуса широко применяют уксуснокислые бактерии (*Acetobacter*). Получение большого числа аминокислот совершенно невозможно без бактерий-продуцентов. С их помощью синтезируются многие ферменты, антибиотики и другие вещества.

Однако бактерии обладают не только полезными для человека свойствами. С ними связан целый ряд опаснейших заболеваний человека и животных. Достаточно упомянуть такие болезни, как чума, холера, сибирская язва, туляремия, ботулизм и многие другие, чтобы понять значение этих организмов в инфекционных процессах. В средние века от этих болезней гибло значительно больше людей, чем от войн и голода.

Многие виды бактерий служат причиной болезней растений. Они получили название фитопатогенных (от греч. «фитон» — растение и «патогенос» — рождающий болезнь), а заболевания, вызываемые ими, — бактериозов. Среди бактерий есть возбудители разнообразных типов гнилей тканей и целых органов растений (стеблей, клубней, плодов и т. п.); пятнистостей листьев, стеблей, плодов; ожогов, или почернения пораженных участков растений; увядания; бактериального рака и некоторых других поражений. Фитопатогенные бактерии можно встретить среди видов родов *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Corynebacterium* и ряда других. Для сохранения урожая посевы обрабатывают ядохимикатами, вводят севообороты, селекционируют растения на устойчивость к болезням.

С жизнедеятельностью бактерий и ряда других организмов (например, грибов) связано биологическое разрушение или биокоррозия многих промышленных материалов — металлов, дерева, бумаги и др.

Таким образом, бактерии играют огромную роль как в природных процессах, так и в жизни и хозяйственной деятельности человека.

Систематика эубактерий

Определить вид у бактерий очень непросто. Морфология их выражена слабо и мало отличается у разнородных организмов (такое сходство возникает в природе в результате конвергентной эволюции при развитии в одинаковых местообитаниях). С другой стороны, явление полиморфизма в пределах одной культуры бактерий вызывает большую варибельность морфологических признаков. Поэтому для идентификации этих организмов кроме морфологических признаков (форма клеток, размеры, характер расположения жгутиков, наличие капсулы) приходится широко использовать дополнительные признаки: окраску по Граму, характер роста на искусственных питательных средах разного состава (культуральные свойства), потребление разных источников азота и углерода (специальные наборы питательных сред, содержащих раз-

ные источники азота, углерода и других компонентов, получили название пестрого ряда), патогенность для человека, животных и растений, образование некоторых биологически активных веществ (антибиотиков, токсинов, ферментов и др.). В сложных случаях надежные результаты дают серологические методы индикации с помощью специфических сывороток, получаемых путем искусственной иммунизации лабораторных животных (кроликов и др.). Для целей таксономии бактерий в последние годы широко используют достижения генетики (Г. А. Заварзин, 1974). Накоплена большая информация о содержании нуклеотидов в ДНК. Состав ДНК определен более чем у половины родов бактерий. Оказалось, что содержание ГЦ-пар (гуанин — цитозин) в составе ДНК может служить дополнительным критерием для таксономического разграничения низших организмов. В настоящее время при описании новых видов бактерий обязательно требуется определение нуклеотидного состава ДНК.

Ниже приведена краткая характеристика основных групп бактерий (по В. И. Дуде и Д. И. Никитину, 1974, с некоторыми изменениями).

Порядок Eubacteriales. Сюда относятся одноклеточные бактерии самой разнообразной формы (палочки, кокки, спирали и другие формы), есть подвижные и неподвижные формы. Представители семейства *Bacillaceae* образуют типичные эндоспоры. У ряда видов этого порядка известен половой процесс. Все виды бактерий, принадлежащие к этому порядку, — гетеротрофы. Окраска по Граму в зависимости от вида может быть положительной или отрицательной. Большинство видов — аэробы, однако среди *Bacillus* и *Clostridium* имеются анаэробы, т. е. организмы, развивающиеся в бескислородной среде. Размножаются делением, у некоторых видов известно почкование (*Agrobacterium*, *Tuberculosis*).

Многие виды эубактерий высокопатогенны для человека и животных. Например, *Clostridium botulinum* вызывает ботулизм, образуя токсин ботулин — сильнейший из известных ядов; *C. tetani* — столбняк. Многие анаэробные клостридии служат причиной раневой инфекции и гангрены. *Bacillus anthracis* известна как возбудитель сибирской язвы. Споры этой бациллы способны сохраняться в почве многие годы. Среди видов *Salmonella* имеются возбудители брюшного тифа, паратифа, пищевых отравлений и интоксикаций человека. К облигатным паразитам относятся виды *Brucella*, вызывающие бруцеллез человека и животных, мальтийскую лихорадку и другие болезни. Бактерия *Pasteurella pestis* — возбудитель чумы — особо опасного заболевания.

Среди представителей этого порядка есть фитопатогенные виды — *Bac. avenae* (бактериальный ожог овса), *Bac. betae* (загнивание корней свеклы). На многих видах растений паразитируют представители рода *Erwinia* (*E. amylovora*, *E. carotovora*, *E. aroideae*, *E. tracheiphila* и др.). *Agrobacterium tumefaciens* вызывает опухоли растений, *A. rubi* поражает черную смородину и малину.

Однако подавляющее большинство видов эубактерий — сапротрофы. Они широко распространены в почвах, воде и других субстратах и принимают самое активное участие в круговоротах углерода, азота

и других элементов в природе. Например, в почвах встречаются многочисленные фиксаторы атмосферного азота, среди них *Azotobacter* и *Bejerinckia*, обитающие в аэробных условиях. Они имеют палочковидную или кокковидную форму, расположение жгутиков у них перитрихальное, окраска по Граму отрицательная. В неблагоприятных условиях виды этих родов образуют цисты.

Известны и анаэробные фиксаторы азота, принадлежащие к роду *Clostridium* (веретеновидные палочки, образующие эндоспоры, см. рис. 7, А), среди них надо отметить вид *Cl. pasteurianum*, часто встречающийся во влажных почвах. К симбиотическим фиксаторам азота относятся виды рода *Rhizobium*. Они получили название клубеньковых бактерий, так как их жизненный цикл тесно связан с бобовыми растениями, на корнях которых они формируют клубеньки. Эти бактерии питаются за счет корневых выделений растений, а растения получают от них азотсодержащие вещества.

Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до азотной кислоты. Реакция идет в два этапа: превращение аммиака в азотистую кислоту (*Nitrosomonas*, *Nitrocystis*) и окисление азотистой кислоты в азотную (*Nitrobacter*). Это грамотрицательные организмы, имеющие овальную форму и полярное расположение жгутиков. По способу питания — это хемоавтотрофы. Встречаются в почвах.

Роды бактерий *Aerobacter* и *Klebsiella* очень близки друг другу и их часто объединяют. Представители обоих родов фиксируют атмосферный азот. Распространены в почвах и на растениях. Среди видов *Aerobacter* нет патогенных организмов, тогда как один из видов *Klebsiella* — *K. pneumonia* иногда вызывает пневмонию у человека.

К предыдущим родам близки виды рода *Serratia*, образующие ярко-красные пигменты продигиозины (*S. marcescens*). Колонии этих бактерий внешне напоминают капли крови, поэтому в средние века развитие этих безобидных организмов на продуктах питания или в других местах, благоприятных для их роста, вызывало у людей суеверный ужас.

Бактерии рода *Proteus* отличаются высокой подвижностью. Их крупные колонии имеют очень характерный вид — неровные фестончатые выросты по краям, далеко продвигающиеся в разные стороны.

К эубактериям относится и кишечная палочка (*Escherichia coli*), получившая свое название за то, что ее регулярно выделяют из пищеварительного тракта человека и животных. Вместе с экскрементами она попадает в почву и в воду. Обнаружение *E. coli* в этих субстратах может служить показателем их загрязнения и эпидемиологического неблагополучия. *E. coli* хорошо известна еще и тем, что на ней проведены многие работы по расшифровке генетического кода и другим вопросам генетики и молекулярной биологии.

Таков далеко не полный перечень представителей порядка Eubacteriales. Теперь очень кратко остановимся на других группах класса эубактерий.

Порядок Pseudomonadales. Подвижные грамотрицательные организмы с полярным жгутикованием — монотрихи, политрихи или перитрихи. Гетеротрофы, аэробы и анаэробы.

Семейство *Pseudomonadaceae*. Подвижные палочки, по Граму красятся отрицательно, жгутикование монотрихальное или перитрихальное. Гетеротрофы. Есть паразиты человека, животных и растений. В культуре иногда образуют зооглеи — группы клеток, объединенные общей слизью. Включает роды *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Azotomonas*, *Aeromonas*.

Семейство *Spirillaceae*. Включает грамотрицательные бактерии, имеющие изогнутые клетки (вибрионы, спириллы). Аэробы и анаэробы. Имеются патогенные виды — холерный вибрион и др. Виды *Cellvibrio* разлагают клетчатку, *Desulfovibrio* — принимают участие в круговороте серы.

Порядок Coccales. Бактерии, имеющие кокковидное строение. Размеры разные, клетки часто неправильной конфигурации. Спор не образуют; размножение делением, перешнуровыванием или почкованием. Имеются патогенные виды. Виды рода *Neisseria* (или диплококк) — возбудители гонорей. Виды из рода *Streptococcus* вызывают скарлатину, ангины и другие воспалительные заболевания. Сюда относятся также роды *Micrococcus*, *Sarcina* и др.

Порядок Rhickettsiales. Свое название представители порядка получили по фамилии английского врача Риккетса, впервые описавшего патогенные формы этих бактерий. Риккетсии — облигатные паразиты человека и животных. Иногда их выделяют в самостоятельный класс (по признаку паразитизма). Искусственная культура их пока не получена. В лабораториях их выращивают на куриных эмбрионах. Паразитируют всегда внутри клеток хозяев. Риккетсии — мелкие палочки, по размерам приближающиеся к вирусам, но имеющие нуклеониды и цитоплазму и обладающие одновременно ДНК и РНК. У них есть тонкая клеточная стенка. Размножаются поперечным делением. Риккетсии — опасные возбудители многих болезней — эпидемического сыпного тифа (*Rhickettsia prowazeki*), эндемического, или крысиного, сыпного тифа (*R. mooseri*), волынской, или траншейной, лихорадки (*R. quintana*), лихорадки Q (*Coxiella burnetii*) и др.

Порядок Thiobacteriales. Одноклеточные бактерии, окисляющие сероводород. В клетках часто обнаруживаются капельки серы. Аэробы, гетеротрофы. Наиболее важные роды — *Achromatium*, *Thiophysa* и др.

Порядок Hyphomicrobiales. Гетеротрофные грамотрицательные бактерии. Клетки формируют выросты, похожие на гифы. Последние на концах почкуются. Спор не образуют. Включает роды *Hyphomicrobium*, *Pedomicrobium* и др.

Порядок Ferribacteriales. Сборная группа гетеротрофных одноклеточных железобактерий. Образуют слизистые капсулы или слизистые пузырьки, на которых откладывают окислы железа. Важнейшие роды — *Gallionella*, *Nevskia*, *Siderocapsa*, *Sideromonas* и др.

Порядок Caryophanales. Эта группа бактерий была открыта советским ученым М. А. Пешковым. Бактерии образуют нитчатые тела (трихомы), состоящие из нескольких клеток. Нити свободноживущие, подвижные или неподвижные. Некоторые представители из семейства *Oscillospiriaceae* образуют эндогенные споры. Гетеротрофы. Жгутикование перитрихальное. Окраска по Граму положительная. Сюда отно-

сятся роды *Caryophanon*, *Oscillospira*, *Simonsiella* и др. Филогенетически эти бактерии, по-видимому, связаны с синезелеными водорослями.

Порядок Beggiatoales. Серобактерии, автотрофы (хемоавтотрофы). Образуют длинные свободноживущие подвижные (движение скользящее) неветвящиеся многоклеточные нити. Трихомы крупные, до 30 мкм в длину и даже более. В клетках образуются капельки серы, хорошо видимые под микроскопом. Важнейший род — *Beggiatoa*. Постоянные обитатели сернистых источников.

Порядок Chlamydobacteriales. Нитчатые бактерии, имеющие слизистую капсулу. Трихомы прикреплены к субстрату. Многие виды откладывают в слизистую капсулу (влагалище) гидроокислы железа (*Leptothrix*, *Crenothrix*). Клетки размножаются делением. Некоторые молодые клетки способны выходить из слизистого влагалища и активно перемещаться. После прикрепления к субстрату они теряют жгутики и формируют новый трихом (тело). Жгутикование у подвижных форм полярное и субтерминальное. Виды рода *Thiothrix* образуют гормогонии (группы подвижных клеток), аналогичные таковым у синезеленых водорослей. Аэробы. Представители — род *Sphaerotilus* и др.

Порядок Cyclobacteriales. Группа хищных бактерий, открытая советским микробиологом Б. В. Перфильевым. Отдельные клетки этих бактерий соединены друг с другом плазмодесмами (мостиками из цитоплазмы), образуя в массе сетчатую структуру, так называемую «сеть». Иногда сеть погружена в общую слизь. Такие сетевидные колонии подвижны. При движении они захватывают живые клетки микроорганизмов и переваривают их. Известны три рода: *Dictiobacter*, *Cyclobacter*, *Teratobacter*.

Порядок Rhodospirillales. Сюда относится, по-видимому, одна из наиболее древних групп бактерий — фотосинтезирующие бактерии. Порядок включает три семейства: Rhodospirillaceae — несерные пурпурные бактерии, Chromataseae — пурпурные бактерии, обитающие в серных источниках, Chlorobiaceae — зеленые бактерии. У некоторых представителей трихомы окружены слизистой капсулой.

КЛАСС АКТИНОМИЦЕТЫ — ACTINOMYCETES

Первые сведения об актиномицетах встречаются в 1874 г. в трудах немецкого микробиолога Ф. Кона. В 1878 г. его соотечественник Ц. Гарц описал патогенный для животных микроорганизм нитевидной формы с лучистым расположением и назвал этот организм «лучистым грибом» — *Actinomyces*. С тех пор название лучистые грибки — актиномицеты прочно утвердилось за этой группой микроорганизмов. В СССР актиномицеты исследованы выдающимися советскими учеными — Н. А. Красильниковым, Г. Ф. Гаузе, Т. П. Преображенской, А. А. Прокофьевой-Бельговской. Их трудами и работами их учеников разработаны многие фундаментальные вопросы систематики, биологии, физиологии, цитологии и биохимии актиномицетов, найдены и выведены многие культуры — продуценты антибиотиков и других биологически активных веществ, налажены получение и очистка многих антибиотиков.

Большую роль в изучении актиномицетов сыграли работы крупного американского ученого С. Ваксмана и его соотечественника и ученика Х. Лешевалье.

Название лучистые грибки указывает на способность актиномицетов (по крайней мере их высших форм) образовывать вегетативные структуры, аналогичные гифам грибов. Толщина гиф меняется у разных видов актиномицетов и составляет от 0,1 до 1,5 мкм, в среднем — около 1 мкм.

Мицелиальная структура сближает актиномицеты с грибами. Ранее некоторые авторы ошибочно помещали их среди несовершенных грибов. Однако детальные цитологические и биохимические исследования выявляют их несомненную принадлежность к прокариотам, тогда как грибы являются эукариотами. По многим показателям подтверждается близость актиномицетов к бактериям, с которыми их часто объединяют.

Мицелий актиномицетов способен к ветвлению. У одних видов, имеющих хорошо развитый мицелий, не распадающийся на отдельные фрагменты, например у представителей рода актиномицес (*Actinomyces*), септы (перегородки в гифах) встречаются редко. У других видов (*Proactinomyces*) мицелий существует только на ранних стадиях развития, а при старении распадается на отдельные фрагменты неравных размеров и даже неодинаковой формы. У таких видов септы образуются часто и принимают участие в фрагментации мицелия.

При росте на твердых (агаризированных) питательных средах актиномицеты образуют следующие типы мицелия: субстратный мицелий, который погружен в толщу среды (субстрата), над субстратный мицелий, стелющийся по поверхности питательной среды, воздушный мицелий, отходящий вверх от поверхности питательной среды. Субстратный мицелий получил название первичного, воздушный — вторичного (рис. 8). Субстратный мицелий всасывает из среды питательные вещества и использует их как для собственного развития, так и для питания и формирования воздушного мицелия, а также обеспечения жизненного цикла в целом.

Разрастаясь в питательном субстрате, мицелий высших актиномицетов образует скопление гиф (субстратных и воздушных), которое носит название колонии. Колонии актиномицетов плотные, кожистые, прочно срастающиеся со средой. Форма колоний может быть использована как таксономический признак (наряду с другими) при определении вида актиномицетов.

Ядерный материал (нуклеоиды) располагается в клетках обычно в центре гифы и не имеет ядерной мембраны. Строение хромосом (по крайней мере у представителей рода *Actinomyces*) циклическое (как и у эубактерий). Нуклеотидный состав ДНК достаточно variabelен, но у

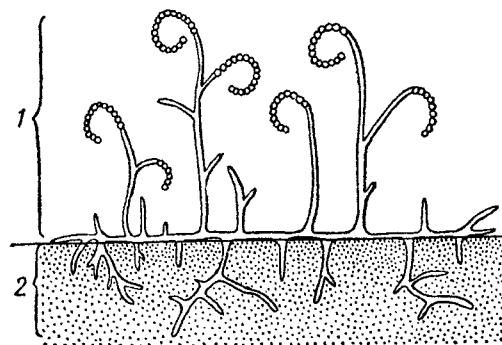


Рис. 8. Схема строения колонии у актиномицетов:

1 — воздушный мицелий, формирующий споры, 2 — субстратный мицелий

большинства представителей имеет ясно выраженный ГЦ-тип. Содержание ГЦ-пар у большинства актиномицетов колеблется в пределах от 58 до 75 %. Однако у видов, паразитирующих на животных, а также у ряда термофильных актиномицетов обнаружено низкое содержание ГЦ-пар—47—55 %.

Цитоплазма клеток содержит оптически плотные скопления разных размеров. В ней имеются жировые вещества, растворимые и нерастворимые полифосфаты и т. п. При электронно-микроскопическом исследовании в цитоплазме обнаруживаются мезосомы, выросты цитоплазматической мембраны, рибосомы, полисомы. В молодых гифах цитоплазма более гомогенна, чем в старых, у которых она имеет грубозернистую структуру. Это происходит вследствие накопления в цитоплазме стареющих клеток запасных веществ, увеличения размеров вакуолей и некоторых других процессов. Состояние цитоплазмы в гифах одной и той же культуры или колонии неравноценно по причине разновозрастности мицелия в колонии. Гифы, находящиеся в центре колонии, обычно «старше» периферийных, так как по мере роста гифы удаляются от центра колонии.

Клеточная стенка актиномицетов близка по строению и химическому составу к бактериальной. Толщина ее составляет 0,01—0,03 мкм, масса — до 15—20 % от массы сухого вещества всей клетки. На поверхности стенки имеется слой слизистого вещества — капсула, достигающая у некоторых видов значительных размеров.

Некоторые роды актиномицетов, например *Actinoplanes* и *Dermatophilus*, имеют подвижные стадии. Строение жгутиков у таких форм типично бактериальное. Жгутикование у подвижных стадий актиномицетов моно-, поли- или перитрихального типа.

У большинства актиномицетов окраска по Граму положительная. И в природе, и в чистых культурах очень многие виды образуют споры, которые служат как для переживания неблагоприятных условий, так и для распространения в пространстве и воспроизведения.

У актиномицетов известны два типа спор — эндоспоры и экзоспоры.

Большинство актиномицетов образует споры экзогенно, т. е. не внутри материнских клеток, а на их поверхности. При этом форма и расположение спораносцев у разных видов *Actinomyces* и некоторых других высших форм этого класса могут достигать большого разнообразия: прямые, извитые или спиральные спорогенные гифы, расположенные на воздушном мицелии мутовками, поочередно и т. п. (рис. 9, А).

Иногда споры располагаются непосредственно на коротких выростах гиф, либо одиночно (у видов *Micromonospora*, рис. 9, Б), либо цепочками (по две — у *Microbispora* или по несколько — у *Micropoly-spora*, рис. 9, В).

Образование экзоспор, как и эндоспор, сопровождается замедлением или прекращением вегетативного роста мицелия. Часто оно происходит в условиях дефицита питательных веществ, например по мере истощения питательной среды. При этом наблюдается быстрый рост гиф воздушного мицелия, их интенсивное ветвление, и активный транспорт питательных веществ и метаболитов (различных продуктов жиз-

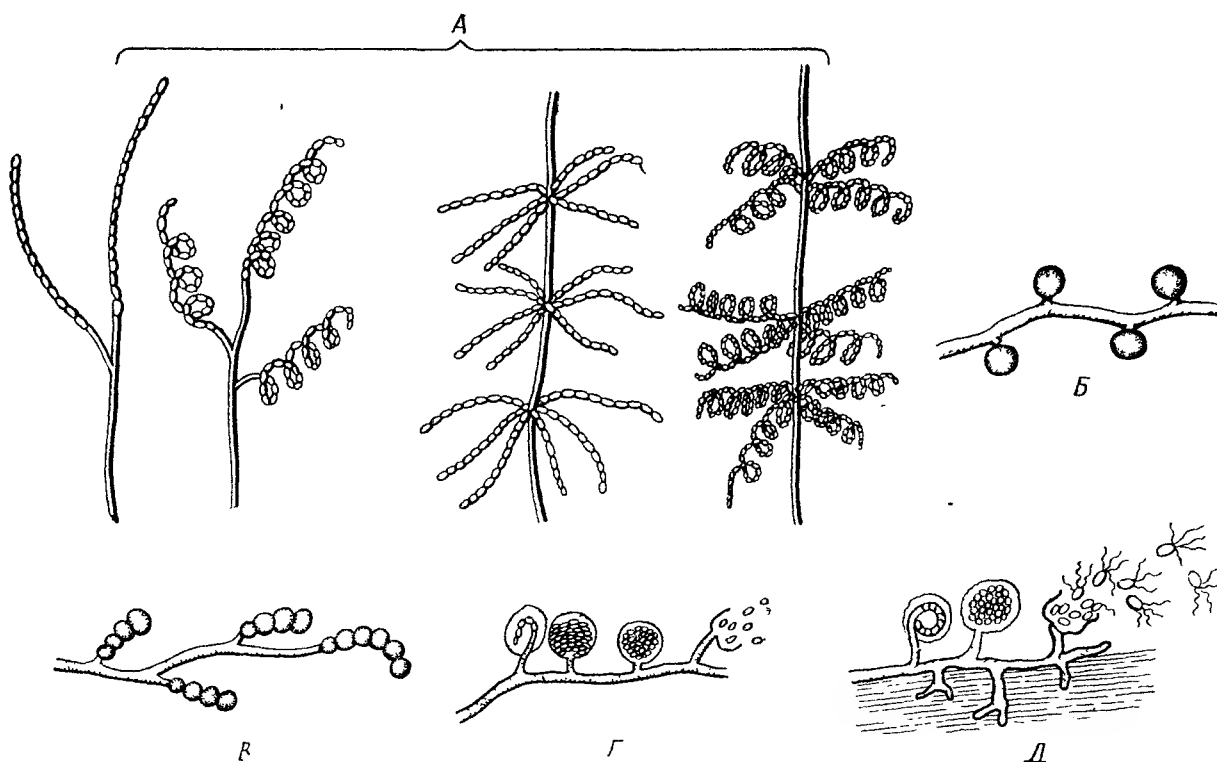


Рис. 9. Некоторые типы спороношения у представителей актиномицетов (по Г. Шлегелю, 1972, и «Жизни растений», т. 1, 1974): А — воздушные гифы с разным расположением спороносов; Б — расположение спор у *Micromonospora*; В — расположение спор у *Micropolyspora*; Г — образование спорангиев и формирование неподвижных спор у *Streptosporangium*; Д — образование спорангиев и формирование подвижных спор у *Actinoplanes*

недеятельности и биосинтеза) к зоне спорообразования. Следующий этап — деление нуклеоидов и активация мембранного аппарата клеток. На этом этапе начинают формироваться септы, делящие материнскую гифу на ряд клеток, из которых впоследствии разовьются экзоспоры. При одновременном образовании экзоспор в спороносной зоне септы появляются либо почти одновременно, либо с небольшими интервалами в базипетальном или акропетальном направлениях (т. е. от вершины к нижней части материнской гифы или наоборот).

Стенки образовавшихся клеток уплотняются, сами они округляются и начинают постепенно обособляться друг от друга. Содержимое этих клеток также уплотняется, и внутренние структуры перестают различаться. Так клетка превращается в экзоспору. После созревания экзоспор они некоторое время удерживаются на месте формирования остатками материнской гифы и после разрушения гиф освобождаются.

Таким образом, при образовании экзоспор каждая отдельная клетка материнской гифы становится спорой, т. е. спорообразующая гифа распадается на ряд самостоятельных спор. Такой тип спорообразования называется артроспоровым, а споры, формирующиеся таким образом, носят название артроспор. Иногда их еще называют конидиями по аналогии со спорами грибов.

Поверхность экзоспор у разных видов может быть гладкой, бугристой или шиповатой.

У некоторых видов актиномицетов обнаружен половой процесс, который осуществляется путем прямого контакта гиф и образования между ними анастомозов. У других представителей срастаются ростковые трубки при прорастании спор. Из места их соединения отходит новая гифа.

Эндоспоры формируются внутри материнских гиф или внутри специальных структур, аналогичных спорангиям мукоровых грибов (например, у *Streptosporangium*, *Actinoplanes*, рис. 9, Г, Д). Эндоспоры образуют многие виды термофильных актиномицетов, таких, как *Thermoactinomyces*, *Actinobifida* и др. Развитие эндоспор у актиномицетов во многом напоминает этот процесс у бактерий.

Актиномицеты имеют огромное значение и в природе и в жизни человека. Они часто встречаются в почвах. Возможно, что запах сырой земли связан с жизнедеятельностью актиномицетов (чистые культуры актиномицетов также имеют этот характерный запах). Актиномицеты способны развиваться в сухих почвах при повышенных температурах. Среди них есть термофильные и термотолерантные виды. Многие представители разлагают целлюлозу, хитин и некоторые другие вещества, труднодоступные для других микроорганизмов. За редким исключением все актиномицеты — аэробы. Многие из них образуют вещества, токсичные для бактерий и других групп микроорганизмов, но малотоксичные для человека и животных. Такие вещества называются антибиотиками и широко применяются в медицине. Достаточно сказать, что больше половины всех известных в настоящее время антибиотиков получены из актиномицетов, и среди них такие хорошо известные, как стрептомицин, тетрациклин, хлоромидетин, ряд противоопухолевых антибиотиков и др.

Систематика актиномицетов

Как и у бактерий, для таксономии актиномицетов помимо морфологических характеристик широко используются культуральные свойства, физиологические и биохимические признаки (использование видами различных углеводов и источников азота, образование антибиотиков, пигментов, особенности химического строения клеточных стенок, данные геносистематики и др.).

Основные морфологические критерии у актиномицетов — строение спороносного аппарата, образование спорангиев, склероциев, подвижных стадий и т. п.

Порядок Actinomycetales. Мицелий хорошо развит, ветвящийся. Споры образуются на спороносцах — прямых, изогнутых или спиральных. На спороносцах насчитывается от одной или немногих до 50 спор, собранных в цепочку. Подвижные стадии отсутствуют.

Семейство Actinomycetaceae. Представители имеют хорошо развитые спороносцы, на которых формируются цепочки экзоспор. Форма спороносцев различна (рис. 9, А). Колонии часто пигментированы (синие, оранжевые, черные и др.). Типичный представитель — род

Actinomyces. У видов *Actinopyscnidium* наряду с обычным спороношением образуются плодовые тела типа пикнид. Они имеют округлую или овальную форму и состоят из переплетенных и уплотненных вегетативных гиф, создающих довольно плотную структуру. Внутри пикнид формируются пикноспоры, которые получают при распаде (фрагментации) вегетативных гиф, находящихся внутри плодового тела. Из пикнид споры выходят наружу и при прорастании могут образовывать новые колонии. У представителей рода *Chainia* на мицелии развиваются особые тельца — склероции. Они формируются путем плотного переплетения гиф и представляют собой сплошное тело без всяких полостей. В определенных условиях склероции прорастают мицелием и формируют колонию. Наряду с этим у *Chainia* есть и обычный способ спороношения. У видов родов *Proactinomyces* и *Nocardia* мицелий хорошо развит в молодом состоянии, но в стареющих культурах он распадается на палочковидные фрагменты. Истинных спор эти виды не имеют.

Среди актиномицетов есть болезнетворные виды, вызывающие актиномикозы человека и животных (*Actinomyces bovis*, виды *Nocardia* и некоторые другие).

Семейство *Micromonosporaceae*. Мицелий развитый. Характерный признак представителей семейства — образование экзоспор на коротких спороносцах. У видов рода *Micromonospora* (рис. 9, Б) на конце спороносца одна спора, у видов *Microbispora* — две споры, у видов *Micropolyspora* — несколько спор. Спороносцы видов рода *Actinobifida* не простые, а дихотомически разветвленные. На концах каждой ветви образуется по одной споре. У видов рода *Promicromonospora* мицелий в стареющих культурах распадается. На коротких фрагментах такого мицелия формируется по одной споре.

Семейство *Streptosporangiaceae*. Сюда относят виды, формирующие спорангии, внутри которых образуются споры. У видов рода *Streptosporangium* спорангии состоят из спирально закручивающихся гиф. У видов *Actinosporangium* нет истинного спорангия, и его роль выполняют скопления слизи, в которых развиваются споры. Спорангии видов рода *Intrasporangium* образуются путем вздутия вегетативных гиф. Внутри таких вздутых полостей формируются эндоспоры. Такой процесс спорообразования в самых общих чертах напоминает спорообразование у муконовых грибов. У представителей рода *Elytrosporangium* спорангии располагаются цепочками, у видов *Amorphosporangium* они неопределенной формы.

Порядок Actinoplanales. К этому порядку относятся актиномицеты, имеющие подвижные стадии: споры или фрагменты мицелия. Мицелий обычно хорошо развит, имеет воздушную и субстратную части. Споры часто образуются в плодовых телах — спорангиях, одетых оболочкой. Фрагменты гиф получают путем обычного распада мицелия и не связаны с плодовыми телами.

Семейство *Actinoplanaceae*. Мицелий хорошо развит. Спорангии развиваются на гифах воздушного мицелия. Споры подвижны, жгутикование большей частью лофотрихальное (полярное политрихальное) (рис. 9, Д). К этому семейству относятся род *Actinoplanes*

(имеет те же черты строения, что и семейство), а также роды *Am-pullariella* (спорангии грушевидной или колбовидной формы), *Pilimelia* (спорангии бочковидной формы) и др. У видов рода *Kitasatoa* нет настоящих спорангиев, их роль выполняет слизистая капсула, развивающаяся вокруг спор.

Семейство *Dermatophilaceae*. Основной признак представителей этого семейства — формирование спор путем дробления (при образовании продольных и поперечных септ). Спорангиев нет, споры погружены в слизь, подвижные, жгутикование перитрихальное. Сюда относятся роды *Dermatophilus*, *Proactinoplanes*.

Семейство *Planosporaceae*. Мицелий хорошо развит, спорангии отсутствуют. Споры покрыты слизистой капсулой, образуются на коротких выростах мицелия. Представители — роды *Planomonospora*, *Planobispora*, *Sporichthya*, *Dactylosporangium*.

Порядок Mycobacteriales. К этому порядку относят виды, не образующие настоящего мицелия. У некоторых представителей на ранних стадиях — могут развиваться короткие ветвящиеся мицелиеподобные структуры, но с возрастом они довольно быстро распадаются на отдельные мелкие фрагменты непостоянной формы. Многие виды существуют в виде отдельных клеток непостоянной формы. Подвижных стадий нет. Окраска по Граму положительная. Часто встречаются в почвах. Могут окислять сложные углеводороды нефти (парафин и др.). Имеются патогенные формы — возбудители туберкулеза, проказы, дифтерии и др. К этому порядку относят семейства *Mycobacteriaceae* (представители имеют форму ветвящихся палочек непостоянного вида), *Mycosaccaceae* (округлые клетки неправильной формы), *Propionibacteriaceae* (пропионово-кислые бактерии), *Corynebacteriaceae* (коринебактерии, объединяющие патогенные виды — возбудителей дифтерии и др.).

КЛАСС МИКОПЛАЗМЫ — MOLLICUTES

К этому классу относят группу прокариот неясного происхождения и систематического положения. В иностранной литературе за этими организмами надолго закрепилось название плевропневмониеподобных организмов — PPLO (от английского pleuropneumonia-like organisms), так как они были выделены от животных, больных плевропневмонией. Позднее был описан еще ряд патогенных и сапротрофных видов микоплазм. Это очень мелкие клетки, лишенные стенок, что делает их пластичными и полиморфными. Функции клеточной стенки выполняет цитоплазматическая мембрана. У микоплазм есть цитоплазма, нуклеиновые кислоты представлены обоими типами — ДНК и РНК. Содержание ГЦ-пар низкое и составляет 25—34 %. Размножаются делением. Отсутствие клеточных стенок делает микоплазмы нечувствительными к действию пенициллина и других антибиотиков, нарушающих синтез стенок.

Клетки микоплазм имеют неправильную изменчивую форму, размер их от 0,1 до 0,9 мкм. Они часто образуют длинные разветвленные или неразветвленные отростки, похожие на гифы грибов или актиномицетов. Отростки могут приобретать форму закрученной спирали (напри-

мер, у некоторых фитопатогенных видов). Эти выросты у ряда видов распадаются затем на кокковидные образования. С выростами связано и само название микоплазм (от греч. «микос» — гриб).

Многие виды микоплазм удается выделять из природных субстратов и культивировать на лабораторных средах специального состава. Для выделения этих микроорганизмов наиболее эффективным оказался метод фильтрации через мембранные бактериальные фильтры. Мелкие микоплазмы проходят через их поры, а клетки бактерий и других микроорганизмов остаются на фильтре.

При росте на питательных средах колонии микоплазм имеют характерный внешний вид — они мелкие и напоминают яичницу-глазунью.

Микоплазмы широко распространены в природе. Их можно обнаружить у позвоночных и беспозвоночных животных, в растениях, почвах, компостах и других субстратах. Значительная часть видов — безвредные сапротрофы. Но есть и патогенные виды. Например, *Mycoplasma mycoides* вызывает серьезные заболевания домашнего скота. Имеются виды, патогенные для человека и растений.

Класс микоплазм содержит всего один порядок — *Mycoplasmatales*, куда включены три рода: *Mycoplasma*, *Thermomycoplasma*, *Acholeplasma*.

КЛАСС СПИРОХЕТЫ — SPIROCHAETAE

К спирохетам относится небольшая группа одноклеточных прокариотных организмов, имеющих своеобразную морфологию. Каждая отдельная клетка спирохет имеет следующие основные структуры (по Г. Шлегелю, 1972): аксиальную (осевую) нить, называемую также аксостилем; цитоплазматический цилиндр и наружную оболочку — перипласт. Осевая нить находится между наружной оболочкой и телом клетки и состоит из фибрилл, число которых у разных видов колеблется от четырех до 18, а у видов *Cristispira* доходит даже до 100. Каждая фибрилла погружена одним своим концом в цитоплазматический цилиндр. Осевая нить, или аксостиль, выполняет в клетках спирохет опорную функцию. Цитоплазматическая часть клетки обвивается вокруг аксостиля, и сама клетка закручивается по спирали вокруг этой нити (рис. 10, А, Б). Если осевая нить где-либо разрывается, то клетка тут же теряет свою характерную винтообразную структуру. В клетках спирохет (в их цитоплазматической части) имеется стенка, мембрана, мезосомы, нуклеоид. Размножаются спирохеты простым делением.

С винтообразным строением спирохет связан и весьма оригинальный способ их движения: вращаясь вокруг своей оси, клетка как бы «вбуравливается» в жидкость, получая поступательное движение.

В неблагоприятных условиях спирохеты образуют цисты (рис. 10, В), которые в благоприятной среде прорастают и дают начало клетке спирохеты.

Диаметр клеток спирохет очень мал, и у разных видов составляет от 0,1 до 0,6 мкм, длина клеток также неодинакова у разных представителей и может меняться от 5 до 500 мкм и даже более.

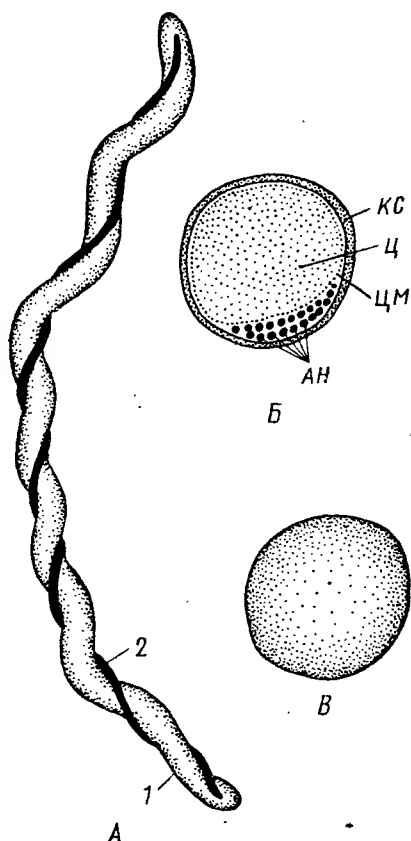


Рис. 10. Строение спирохет (по Г. Шлегелю, 1972).

А — схема возникновения извитости клетки спирохет за счет аксиальной нити:

1 — тело клетки, 2 — аксиальная нить в натянутом положении;

Б — поперечный разрез клетки спирохет:

КС — клеточная стенка, АН — фибриллы аксиальной нити, ЦМ — цитоплазматическая мембрана, Ц — цитоплазма клетки;

В — циста спирохет

Класс спирохет состоит из одного порядка **Spirochaetales** и включает два семейства.

Семейство **Spirochaetaceae**. Сюда включены крупные формы спирохет от 30 мкм и более (роды *Cristispira*, *Spirochaeta*, *Saprospira*).

Семейство **Treponemataceae**. Сюда относят более мелкие формы спирохет с длиной клеток 4—16 мкм (роды *Treponema*, *Leptospira*, *Borrelia*).

Спирохеты широко распространены в природе. Они часто встречаются в соленых и пресных водах, их можно найти в илах и донных отложениях различных водоемов, в полости рта человека и животных и т. п. Среди них могут быть аэробные и анаэробные организмы, сапротрофы и облигатные паразиты. Из паразитов имеются такие возбудители тяжелых заболеваний человека и животных, как *Leptospira canicoba*, вызывающая инфекционную желтуху, *Borrelia recurrentis* — возвратный тиф, бледная спирохета — *Treponema pallidum* — сифилис. Некоторые виды спирохет могут обитать в теле человека или животных сапротрофно.

КЛАСС МИКСОБАКТЕРИИ — МУХОВАКТЕРИИ

К этому классу относятся грамотрицательные бактерии, отличающиеся от других прокариот двумя совершенно уникальными особенностями. Первая — отсутствие у миксобактерий ригидных клеточных стенок, благодаря чему клетки этих организмов обладают гибкостью. Из-

виваясь на поверхности среды, они способны к скользящему передвижению. Вторая очень важная особенность — образование некоторыми видами миксобактерий плодовых тел, размеры которых достигают 1 мм и даже более и могут быть бесцветными или яркоокрашенными. Истинные миксобактерии имеют довольно сложный цикл развития (рис. 11), напоминающий развитие миксомицетов — эукариотных организмов. Сходство циклов развития этих совершенно разных групп организмов представляет собой замечательный пример их конвергентной эволюции.

Рассмотрим цикл развития миксобактерий на примере их типичного представителя — рода *Chondromyces* (по Г. Шлегелю, 1972). Вегетативные клетки этих бактерий формируются при прорастании покоящихся цистоспор. Клетки имеют палочковидную форму (у других представителей они могут быть веретеновидными) и быстро раз-

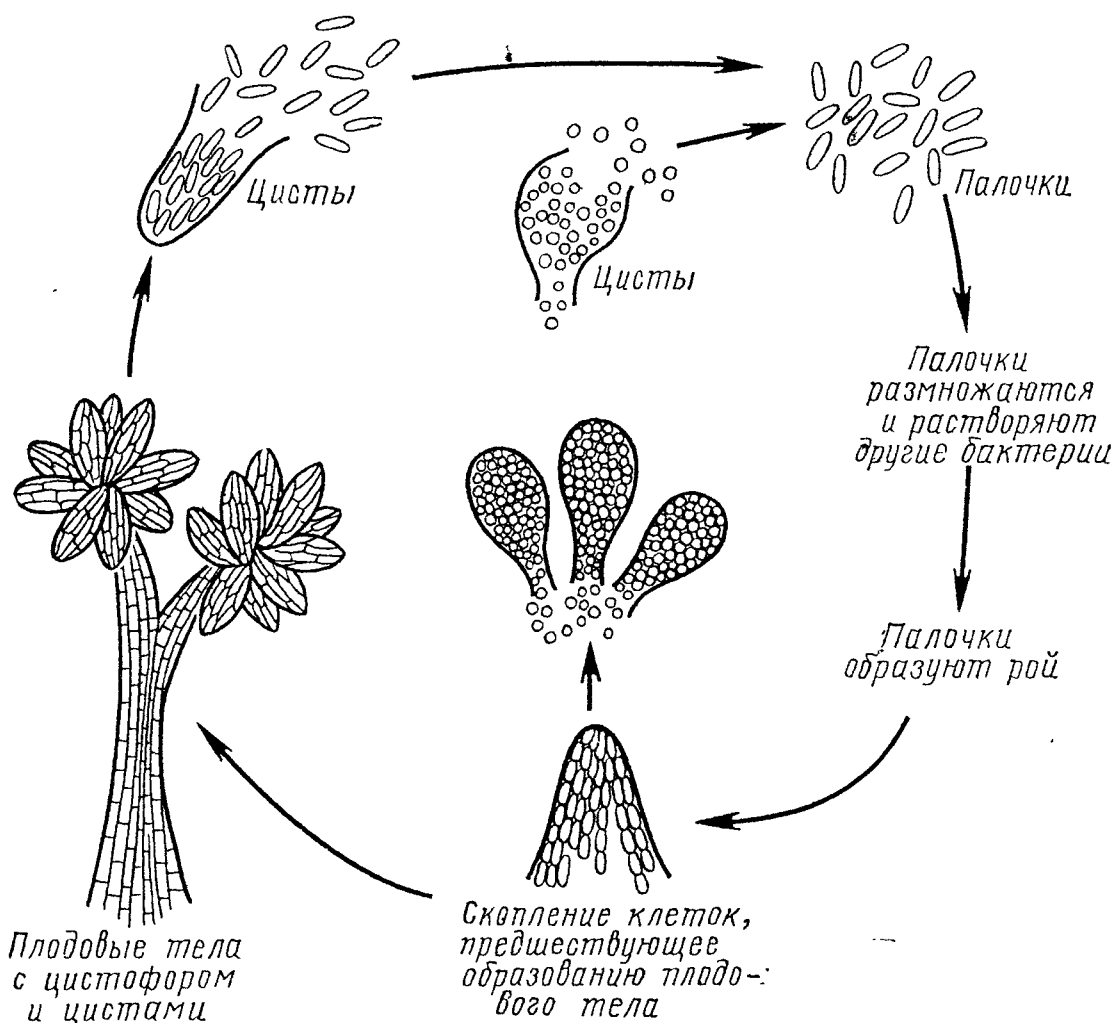


Рис. 11. Циклы развития миксобактерий, образующих плодовые тела (по Г. Шлегелю, 1972). Слева — расчлененные на ножку (цистофор) и цисты плодовые тела *Chondromyces*, из зрелых цист выходят короткие палочки. В центре — менее дифференцированные плодовые тела *Mucosoccus*, покоящиеся клетки (цисты) имеют округлую, кокковидную форму

множаются делением, образуя слизистые колонии — псевдоплазмодий. На этой стадии миксобактерии способны разрушать другие бактерии, находящиеся поблизости, и использовать материал их клеток для собственного роста и развития. На определенном этапе клетки миксобактерий начинают сползаться в одно место, формируя крупные скопления, которые иногда называют роями. Механизмы, индуцирующие этот процесс, еще не ясны. Определенную роль в стимуляции агрегации клеток и образовании ими псевдоплазмодия играет дефицит в среде некоторых аминокислот, например триптофана и фенилаланина. Предполагается также синтез и выделение в окружающую среду каких-то химических веществ — аттрактантов, привлекающих клетки миксобактерий и вызывающих их агрегацию. Однако такие вещества в чистом виде еще не получены. Из скоплений клеток развивается пло-

довое тело, которое состоит из ножки — цистифора (т. е. носителя цисты) и самой цисты (последних может быть несколько на одной ножке), в которой образуются покоящиеся клетки — миксоспоры. Из миксоспор в благоприятных условиях развиваются вегетативные клетки, и цикл повторяется. Строительным материалом для формирования ножки и покровов цист служит застывшая слизь, обильно выделяемая клетками миксобактерий.

Сходные циклы развития имеют и многие другие миксобактерии. Форма плодовых тел, их размеры и сложность строения могут использоваться для идентификации их видов.

В природе плодовые тела миксобактерий находятся на почве, растительных остатках (многие представители миксобактерий способны разрушать целлюлозу), экскрементах травоядных животных и на некоторых других субстратах.

Форма клеток и скользящий тип движения позволяют отнести к миксобактериям и группу целлюлозолитических бактерий, не образующих плодовых тел. Это, например, виды родов *Cytophaga* и *Sporocytophaga*. В неблагоприятных условиях клетки спороциитофаги образуют покоящиеся микроцисты. Колонии этих бактерий слизистые и обычно ярко пигментированы.

К миксобактериям относят также флексибактерии, обитающие во многих водоемах (например, род *Flexibacter*). Их клетки часто ярко окрашены пигментами каротиноидной природы.

Происхождение миксобактерий и их положение среди прокариот пока не ясно.

Возникновение и возможные пути эволюции дробянок и других прокариотных организмов

Прокариоты — очень древняя группа организмов, появление которой восходит к самым ранним этапам возникновения жизни на нашей планете. Отложения органических веществ, которые могут быть связаны с жизнедеятельностью бактерий и синезеленых водорослей, обнаруживаются уже в докембрийских породах, имеющих возраст 3,1 млрд. лет. Сами же прокариоты и, в частности дробянки, по мнению советских ученых А. Г. Вологодина и Г. А. Заварзина, появились значительно раньше этого срока, так как к тому времени в отложениях отмечается определенное многообразие прокариотных организмов.

Возникновение жизни на Земле — длительный и сложный процесс, механизмы и этапы которого еще до конца не ясны. Наиболее популярная гипотеза появления жизни на Земле — гипотеза Опарина — Холдейна, развитая далее трудами многих других исследователей. Эта гипотеза частично получила и экспериментальное подтверждение в работах С. Л. Миллера и ряда советских ученых.

Возраст Земли составляет 4,5—5 млрд. лет. Первые органические вещества на Земле образовались уже около 4 млрд. лет тому назад. Сначала это были самые простейшие органические соединения, содержащие всего один — четыре углеродных атома. В течение многих мил-

лионов лет эти вещества накапливались в первичном океане. Атмосфера Земли того времени не содержала свободного кислорода и химические условия на планете носили выраженный восстановительный характер. Органические соединения взаимодействовали друг с другом, образуя все более и более сложные молекулы. В усложнении органических соединений значительную роль играли специфические условия, существовавшие тогда на Земле: вулканическая деятельность, высокие температуры, мощная ультрафиолетовая радиация Солнца, электрические разряды и другие явления. Не исключено, что многие органические вещества адсорбировались на породах и минеральных коллоидах, погруженных в воду или находящихся в прибрежной зоне. На поверхности пород и минералов эти вещества могли вступать друг с другом в реакции и формировать сложные молекулы (по Э. Брода, 1978).

Новым качественным этапом в химической эволюции органических веществ было появление сложных белковых молекул и формирование коацерватов.

В ходе дальнейшей эволюции коацерватов возникла способность к самовоспроизведению. В какой-то момент начинается формирование простейших нуклеиновых соединений типа РНК и ДНК. Сами по себе такие соединения — «*протогены*» — размножаться не могли. Однако в восстановительной среде стало возможным их соединение со сложными коацерватами и образование такой системы, в которой уже имелись и примитивный ядерный аппарат, и простейшая цитоплазма. Возникшие таким образом *архибионты* были способны уже не только к самовоспроизведению (этот процесс возможен и у коацерватов), но и к изменчивости. Они-то и стали предшественниками прокариот. По воззрениям Т. Д. Брока (1970), такие организмы представляли собой анаэробные гетеротрофы без клеточной стенки и без жгутиков, неподвижные, не образующие спор и обладавшие самым простым набором каталитических белков — *протоферментов*. По своему строению они, вероятно, были близки к микоплазмам. Эти организмы возникли около 3,6 млрд. лет назад.

В ходе дальнейших мутаций и биохимической эволюции у таких архибионтов произошло усложнение осмотрофного питания, совершенствовался ферментный аппарат, появились цикл трикарбоновых кислот и цитохромоподобные порфириновые соединения, позволявшие этим организмам осуществлять реакции окислительного фосфорилирования и тем самым открывшие путь к эволюции энергетического аппарата живой клетки (АТФ, АДФ). Так как эти организмы были анаэробами (кислород в атмосфере тогда еще отсутствовал), то акцепторами электронов в их энергетической цепи были не атомы кислорода, а другие соединения. Возможно, эти функции выполняла сера (по Т. Шлегелю, 1972).

На следующем этапе возникли железо- и магнийсодержащие порфирины, что создало предпосылки для образования пигментов типа хлорофилла. Так возникли первые фотосинтезирующие бактерии. Они были анаэробами и обитали в минерализованных источниках (по Т. Д. Броку, 1970). Из ныне живущих бактерий такими особенностями обладают пурпурные серобактерии.

На следующем этапе эволюции (около 3—3,2 млрд. лет назад) у прокариот появляется типичный фотосинтез, при котором происходит фотолиз воды. В это время, по-видимому, и возникают синезеленые водоросли, или цианобактерии. С этого момента в атмосферу начинает поступать молекулярный кислород и становятся возможными аэробные процессы и в первую очередь — дыхание.

Так как в древнейшей атмосфере Земли в больших количествах могли присутствовать водород, метан, углекислый газ, аммиак и другие газы, а водные источники были насыщены сероводородом и другими компонентами вулканической деятельности, то у древнейших дробянок возник еще один способ автотрофии — хемоавтотрофия.

Неизвестно, какой из процессов автотрофии возник раньше. Предполагается первичность анаэробного фотосинтеза, учитывая восстановительную природу тогдашней атмосферы (по Г. Шлегелю, 1972). Несомненно одно: любой автотрофный способ питания вторичен и его появление связано с истощением органических элементов питания в первичном океане. Неоспоримо и второе: оба эти процесса очень тесно связаны друг с другом, о чем свидетельствуют практически одинаковые механизмы фиксации CO_2 у обеих групп автотрофных организмов (Г. А. Заварзин, 1972).

Итак, первыми организмами, возникшими на Земле, были одноклеточные анаэробные гетеротрофы. Многоклеточные организмы (прокариоты) появились позднее, вероятно, около 3 млрд. лет назад.

Происхождение разных групп дробянок скорее всего было полифилетическим: разные группы бактерий произошли от разных предков в разных природных условиях. Филогенетические связи внутри прокариот пока не ясны. Правда, в настоящее время доказано родство многоклеточных нитчатых бактерий с синезелеными водорослями. Возможно, что виды порядков *Beggiatoales*, *Chlamydo bacteriales*, *Caryophanales* являются какой-то эволюционной ветвью синезеленых водорослей, потерявших способность к фотосинтезу. Установлены связи с синезелеными водорослями и у некоторых других бактерий.

Эукариоты возникли значительно позже прокариот — около 1,6 млрд. лет назад. С тех пор эволюция этих групп организмов идет в тесном контакте. Поэтому не может не обратить на себя внимание факт, что морфологические формы многих высших прокариот (актиномицетов, миксобактерий) поразительно похожи на грибные. По мнению Л. В. Калакуцкого и Н. С. Агре (1977), такое сходство не могло быть следствием только конвергентной эволюции. Эти авторы допускают возможность обмена генетической информацией между этими группами. Такое предположение находится в соответствии с гипотезами о происхождении клеток эукариот с прямым участием прокариот. Согласно таким гипотезам, органеллы эукариот — митохондрии и пластиды — представляют собой не что иное, как клетки аэробных прокариот, когда-то соединившиеся с крупными клетками других прокариот. Такой разноклеточный агрегат оказался жизнеспособным, и в ходе дальнейшей эволюции из подобных симбиотических агрегатов могли сформироваться настоящие эукариоты (Т. Д. Брок, 1970, Г. Шлегель, 1972, Э. Брода, 1978).

Есть и другие гипотезы, согласно которым первичными организмами на Земле были эукариотические водоросли, попавшие сюда из космоса. Позднее они дегенерировали и превратились в прокариот и вирусов. Такую точку зрения высказывали, например, Дж. Брукс и Г. Шоу (1973), К. А. Биссет (1973) и др. (Подробнее об этих гипотезах см. Э. Брода, 1978.)

Конечно, все эти предположения, касающиеся происхождения и эволюции прокариот, носят чисто гипотетический характер и не имеют достаточного подтверждения. Но они позволяют объяснить многие вопросы развития органического мира на Земле и основные направления эволюции прокариот.

Дальнейший ход эволюции прокариот и, в частности, дробянок совершенно неясен.

Большинство дробянок — одноклеточные организмы. Их эволюция в основном шла не по пути морфологического усложнения. Но сохраняя простоту строения, дробянки в ходе эволюции приобрели огромную генетическую и биохимическую пластичность (изменчивость). Они обладают очень высокой метаболической активностью (в том числе и удельной метаболической активностью, т. е. в расчете на единицу живой массы или на одну клетку). Дробянки отличаются поразительной способностью адаптироваться (т. е. приспосабливаться) к самым жестким условиям обитания: они легко выдерживают засуху, низкие и высокие температуры, большие дозы облучений и многие другие экстремальные факторы. Бактерии, актиномицеты и другие дробянки можно встретить в высокогорьях и в глубоководьях океана, в вулканических почвах и во льдах Арктики и Антарктиды, в термальных источниках, соленых озерах, солончаках, в организмах животных и растений и других местообитаниях. Клетки дробянок способны к быстрому размножению: например, бактерии в благоприятных условиях делятся каждые 20—40 мин, что приводит к многочисленности их популяций. По данным Д. Г. Звягинцева, количество бактерий достигает нескольких сот миллионов и даже миллиардов (10—12) клеток на 1 г воздушно-сухой почвы.

Огромное число отдельных клеток микроорганизмов, способных к мутациям и биохимическим адаптациям, позволяет в неблагоприятных условиях не только выжить хотя бы малой части популяции данного вида, но и быстро приспособиться к новым условиям. Все это дает возможность дробянкам занимать самые разнообразные экологические ниши.

ВОДОРОСЛИ

Общая характеристика. Водоросли — низшие фотоавтотрофные¹ растения, живущие преимущественно в воде. В систематическом отношении они представляют собой совокупность многих отделов, различающихся по набору пигментов и деталям тонкой структуры фотосинтетического аппарата (хроматофоров, иначе хлоропластов)², по продуктам фотосинтеза, накапливающимся в клетке, и по строению жгутикового аппарата. Различают следующие отделы водорослей³: Cyanophyta — синезеленые, Rhodophyta — красные, Chlorophyta — зеленые, Chrysophyta — золотистые, Xanthophyta = Heterocontae — желтозеленые, или разножгутиковые, Bacillariophyta = Diatomeae — диатомовые, Phaeophyta — бурые, Pyrrhophyta — пиррофитовые, Euglenophyta — эвгленовые.

Синезеленые водоросли, в последние годы нередко называемые синезелеными бактериями, как организмы, не имеющие типичных, ограниченных мембранами клеточных ядер, хроматофоров, митохондрий, элементов эндоплазматической сети, многими авторами объединяются вместе с отделом дробянок в группу Procarvota, которая противопоставляется группе Eucaryota. К собственно водорослям относятся остальные перечисленные отделы с эукариотной организованной клеткой. Такая клетка расчленена цитоплазматическими мембранами на отдельные реакционные пространства, несущие различные жизненные функции: хранение и передача генетической информации, дыхание, ассимиляция, синтез веществ. Эти функции связаны с ограниченными мембранами органеллами: ядром, митохондриями, хроматофорами (хлоропластами), аппаратом Гольджи. Цитоплазму пронизывает и многие органеллы окружает эндоплазматическая сеть — сложная динамическая система трубковидных каналов или расширяющихся плоских цистерн, окруженных мембранами.

Все отделы эукариотных водорослей (кроме красных) ведут свое происхождение от различно окрашенных жгутиковых⁴ — одноклеточных, активно подвижных в воде организмов, снабженных жгутиками. Одно из самых важных доказательств такого происхождения, помимо сходства строения и химизма клетки, — наличие подвижных (жгутиковых) репродуктивных стадий у неподвижных в вегетативном состоянии водорослей. Так, зооспоры неподвижных зеленых водорослей подчас

¹ Все водоросли, в том числе и синезеленые (за исключением бесцветных водорослей, утративших пигменты вторично), содержат в своих клетках основной фотосинтезирующий пигмент хлорофилл «а».

² Эти понятия синонимичные, одинаково широко употребляемые.

³ Число отделов варьирует в системах разных авторов.

⁴ Необходимо помнить, что современные жгутиковые сами являются продуктом длительной эволюции и, несомненно, построены гораздо сложнее, чем те первичные жгутиконосцы, которые стали предками большинства водорослей.

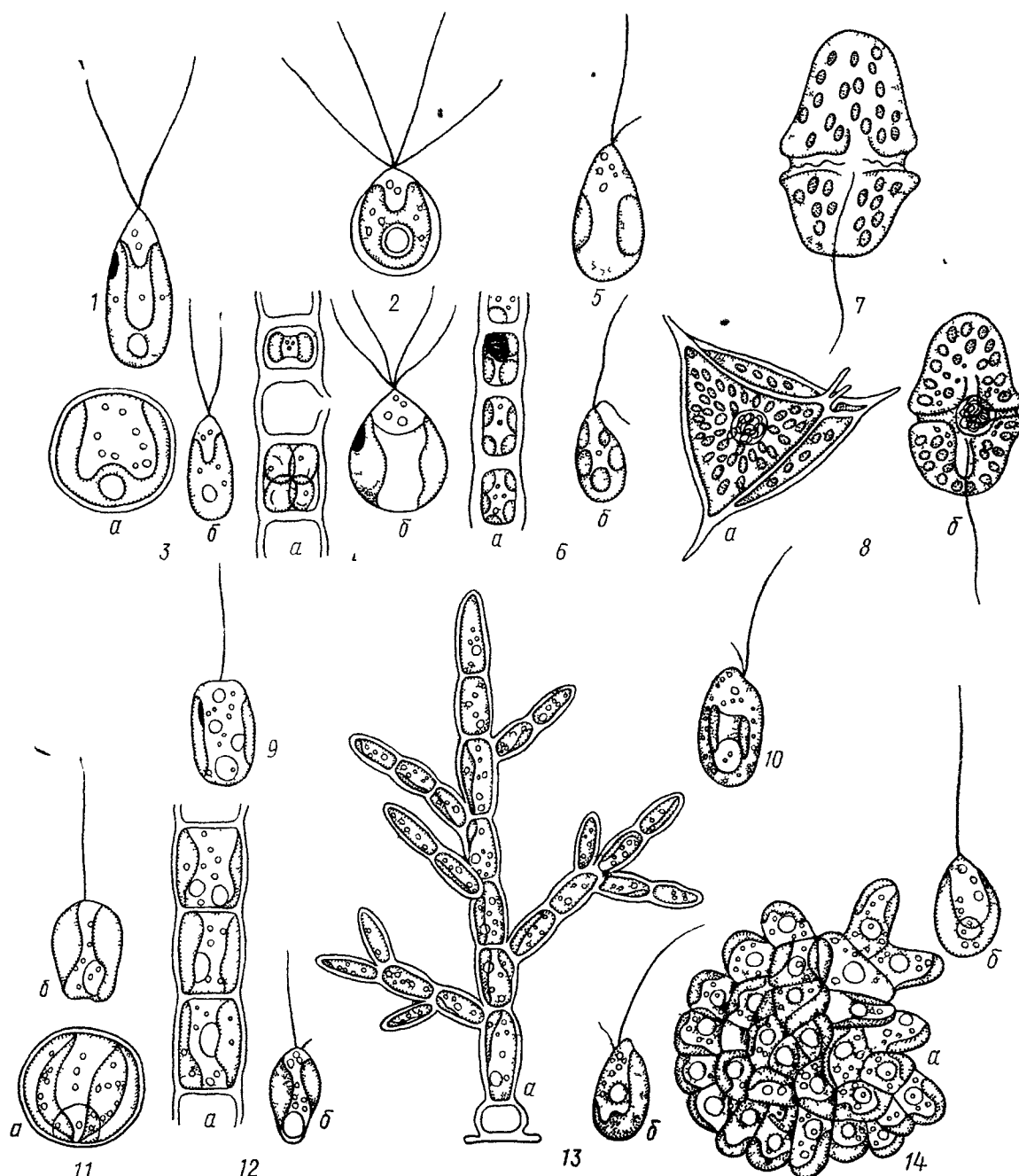


Рис. 12. Сходство одноклеточных водорослей монадной структуры с зооспорами водорослей коккоидной и нитчатой структуры в разных отделах. 1, 2, 5, 7, 9, 10 — водоросли монадной структуры.

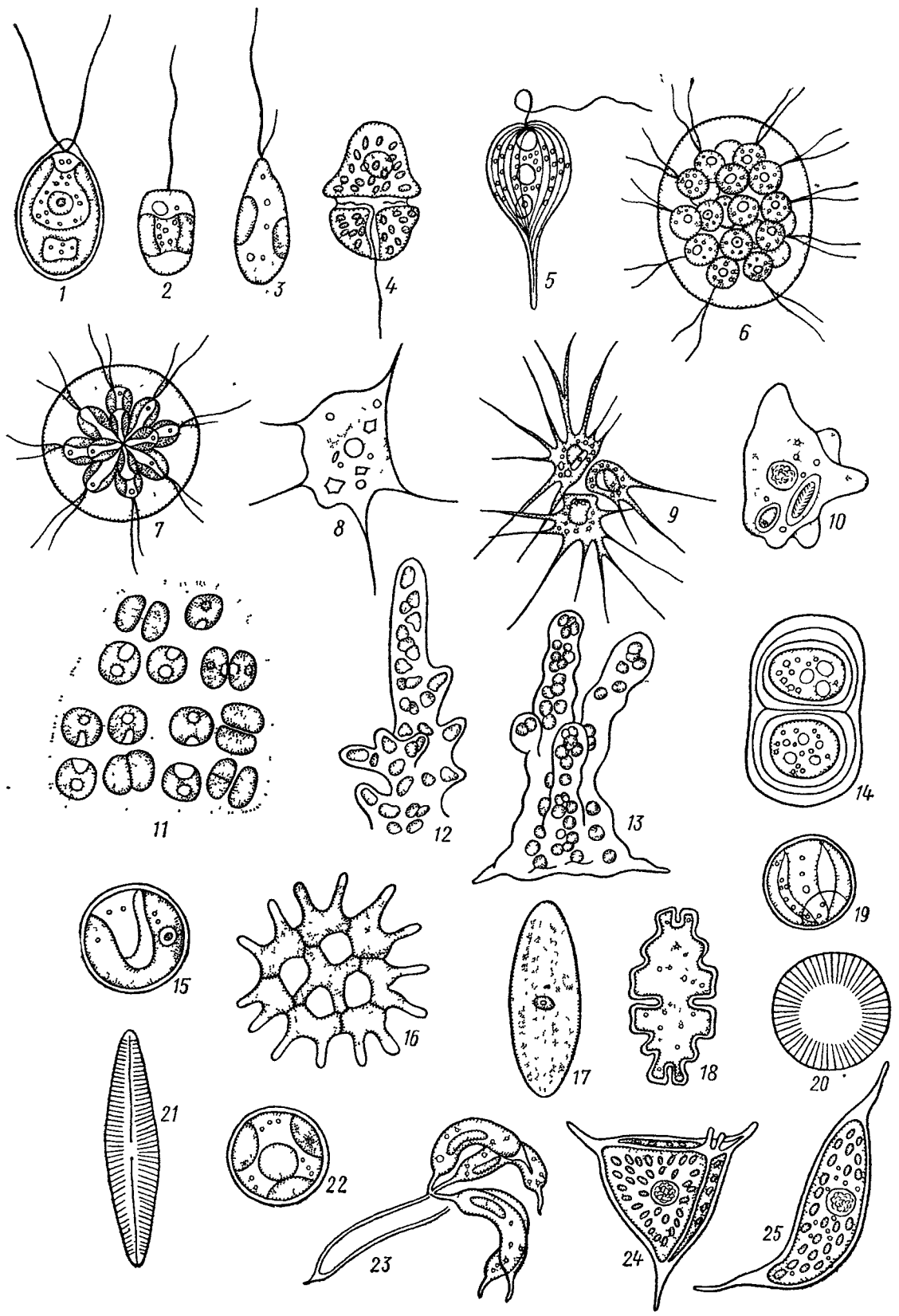
1 — *Chlamydomonas*, 2 — *Carteria*, 5 — *Heterochloris*, 7 — *Gymnodinium*, 9 — *Chromulina*, 10 — *Ochromonas*,

3a, 4a, 6a, 8a, 11a, 12a, 13a, 14a — талломы, 3б, 4б, 6б, 8б, 11б, 12б, 13б, 14б — зооспоры водорослей коккоидной и нитчатой структуры

3 — *Chlorococcum*, 4 — *Ulothrix*, 6 — *Tribonema*, 8 — *Tetradinium*, 11 — *Chrysosphaera*, 12 — *Nematochrysis*, 13 — *Phaeothamnion*, 14 — *Phaeodermatium*

1—4 — Chlorophyta, 5, 6 — Heterocontae, 7, 8 — Pyrrophyta, 9—14 — Chrysophyta

неотличимы от жгутиконосцев зеленого цвета; зооспоры разножгутиковых водорослей похожи на жгутиконосцев с неравными и неодинакового строения жгутиками; зооспоры золотистых неподвижных водорос-



лей очень сходны с одноклеточными жгутиконосцами, имеющими золотистую окраску; наконец, зооспоры пиропитовых неподвижных, нитчатой или иной формы водорослей весьма напоминают жгутиконосцев, несущих на теле две ложбинки или бороздки (поперечную и продольную) (рис. 12). Многочисленные факты подобного рода привели к тому, что во всех современных системах отдельные группы окрашенных жгутиковых объединены с филогенетически выводимыми из них отделами водорослей и помещены в начале соответствующих отделов¹.

В дальнейшей эволюции этих отделов наблюдается замечательный параллелизм, который выражается в том, что в разных, самостоятельных по своему происхождению отделах водорослей встречаются аналогичные ступени морфологической дифференциации таллома или типы организации. Эти ступени следующие:

1. **Монадная** организация характеризуется активной подвижностью с помощью жгутиков. Она присуща прежде всего одноклеточным жгутиконосцам, которые являются начальными звеньями эволюции многих отделов водорослей. Разновидность монадной организации — подвижные (с помощью жгутиков) колонии и ценобии². У вышеорганизованных водорослей монадной структурой обладают лишь клетки, служащие для размножения — бесполого (зооспоры) и полового (гаметы) (рис. 12, 13, 1—7).

2. **Ризоподиальная** (амебонидная) организация³ наблюдается у некоторых лишенных твердой оболочки форм, которые развивают цитоплазматические отростки — ризоподии (рис. 13, 8—10).

3. **Пальмеллоидный**, или **капсальный**, тип организации представлен неподвижными клетками, погруженными в общую слизь (рис. 13, 11—14).

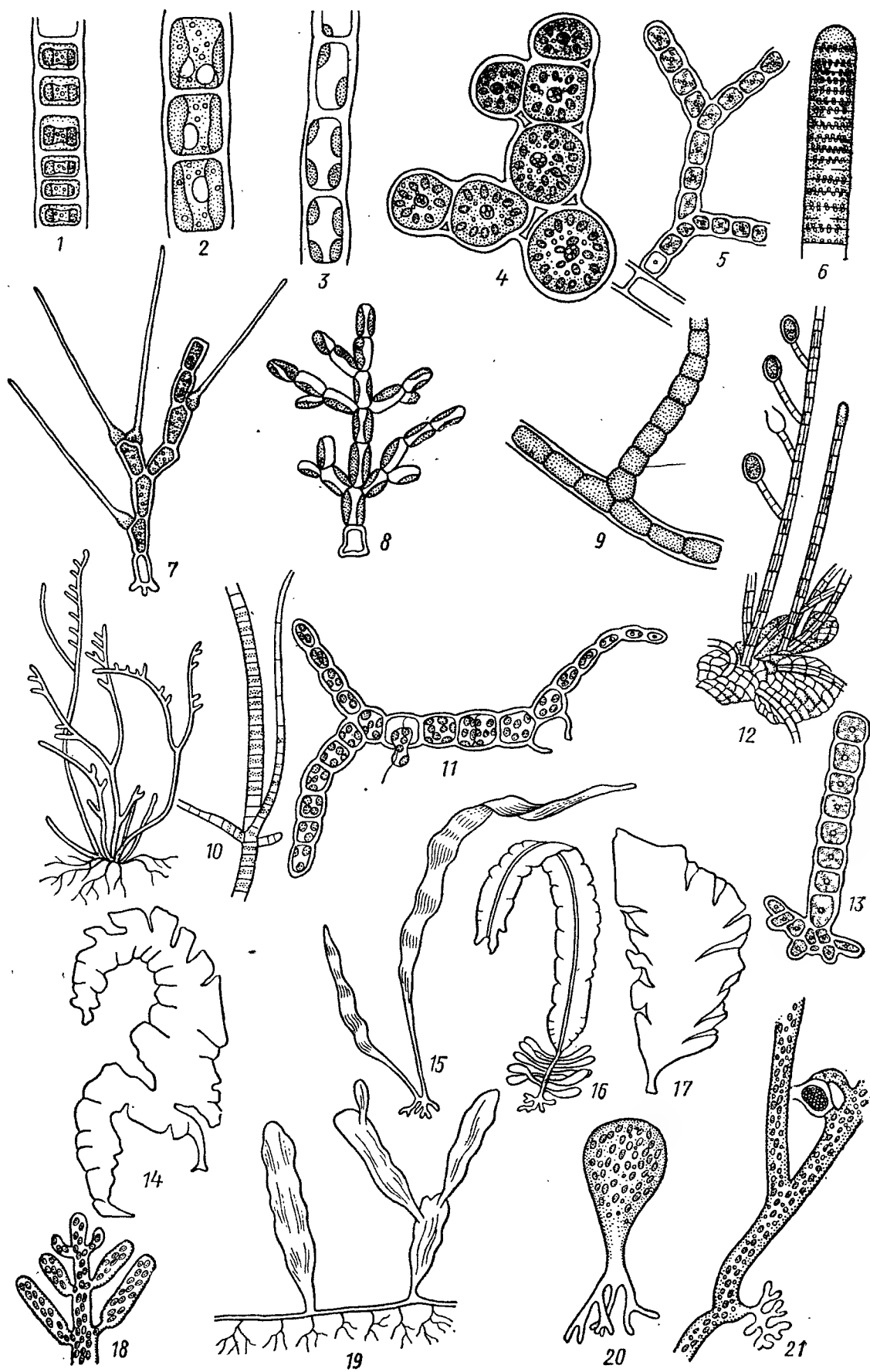
¹ При этом окрашенные жгутиковые (Flagellatae) как особая систематическая группа (прежде они трактовались как особый тип) отпадают. Помимо окрашенных жгутиконосцев, которые неотделимы от водорослей, имеется большое количество бесцветных форм. Некоторые из этих бесцветных форм, несомненно, произошли от окрашенных при утере хлорофилла, и их также помещают среди водорослей. Другие же бесцветные жгутиковые обнаруживают гораздо большее сходство с представителями животного мира, в системе которого их и помещают.

² Ценобиями называют колонии, в которых число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы.

³ Некоторые авторы, исходя из того, что гетеротрофный тип питания является исходным, отстаивают точку зрения о первичности ризоподиальной организации и вторичности монадной. Возможно, это и имело место на ранних этапах формирования жизни на Земле, но никаких прямых доказательств тому нет. Что же касается ныне живущих форм, то здесь есть вполне достоверные факты (например, неоднократно наблюдавшееся появление у постоянно ризоподиальных форм в момент размножения монадных стадий), свидетельствующие в пользу вторичности ризоподиальных форм и первичности монадных. Поэтому в системах ныне живущих организмов ризоподиальные формы лучше помещать после жгутиковых — монадных.

Рис. 13. Монадные, ризоподиальные, пальмеллоидные и коккоидные параллельные формы из разных отделов водорослей:

1 — *Chlamydomonas*, 2 — *Chromulina*, 3 — *Heterochloris*, 4 — *Gymnodinium*, 5 — *Phacus*, 6 — *Eudorina*, 7 — *Synura*, 8 — *Rhizochloris*, 9 — *Rhizochrysis*, 10 — *Dinamoebidium*, 11 — *Tetraspora*, 12 — *Hydrurus*, 13 — *Helminthogloea*, 14 — *Gloiodinium*, 15 — *Chlorella*, 16 — *Pediastrum*, 17 — *Netrium*, 18 — *Euastrium*, 19 — *Chrysosphaera*, 20 — *Cyclotella*, 21 — *Navicula*, 22 — *Botrydiopsis*, 23 — *Ophiocytium*, 24 — *Tetradinium*, 25 — *Cystodinium*



4. Коккоидная организация характеризуется неподвижными, одетыми оболочками клетками, одиночными или соединенными в колонии и ценобии (рис. 13, 15—25).

5. Нитчатая ступень организации представлена клетками, соединенными в нити, простые или разветвленные. Клетки нити непрерывно делятся поперечными перегородками, обуславливая нарастание ее в длину (рис. 14, 1—9).

6. Гетеротрихальная, или разнонитчатая, организация представляет собой усложненный вариант нитчатого строения, для которого характерны две системы нитей: стелющиеся по субстрату и отходящие от них вертикальные нити (рис. 14, 10—13).

7. Пластинчатая (тканевая) организация также легко выводится из нитчатой: в результате делений клеток нити не только в поперечном, но и в продольном направлении возникают талломы в виде паренхиматозных пластинок (рис. 14, 14—17).

8. Сифональная, или сифоновая, организация отличается отсутствием клеточных перегородок, так что талломы, часто крупных размеров, имеющие значительную внешнюю расчлененность, формально представляют собой одну клетку обычно с большим количеством ядер. В этом случае часто говорят о не клеточном строении (рис. 14, 18—21).

9. Сифонокладальная организация представлена многоядерными клетками, соединенными в нитчатые или иной формы многоклеточные талломы (см. рис. 116—118).

Перечисленные ступени организации таллома в разных отделах водорослей представлены далеко не в равной мере. Наиболее полно они встречаются в отделах зеленые (*Chlorophyta*), золотистые (*Chrysophyta*), желтозеленые (*Xanthophyta*) и пирифитовые водоросли (*Pyrrophyta*). В этих отделах морфология таллома кладется в основу деления на порядки, последовательность которых в каждом отделе отражает действительную картину его филогенетического развития (рис. 15). Для эвгленовых водорослей (*Euglenophyta*) пока не установлены другие ступени дифференцировки таллома, помимо монадной. Наоборот, у бурых (*Phaeophyta*) неизвестны примитивные одноклеточные представители, здесь преобладают высшие ступени морфологической дифференцировки таллома — гетеротрихальная и тканевая.

Удивительное на первый взгляд явление параллелизма в эволюции разных отделов водорослей объясняется довольно просто. Многократно на многочисленных примерах из разных отделов водорослей было показано, что монадная, т. е. снабженная жгутиками, клетка довольно легко может терять их и временно переходить в одних случаях

Рис. 14. Параллельные нитчатые, гетеротрихальные, пластинчатые и сифоновые формы из разных отделов водорослей:

1 — *Ulothrix*, 2 — *Nematochrysis*, 3 — *Tribonema*, 4 — *Dinotrix*, 5 — *Asterocystis*, 6 — *Oscillatoria*, 7 — *Bulbochaete*, 8 — *Phaeothamnion*, 9 — *Mastigocladus*, 10 — *Stigeoclonium*, 11 — *Dinoclonium*, 12 — *Sphacelaria*, 13 — *Erythrotrichia*, 14 — *Ulva*, 15 — *Laminaria*, 16 — *Alaria*, 17 — *Porphyra*, 18 — *Bryopsis*, 19 — *Caulerpa*, 20 — *Botrydium*, 21 — *Vaucheria*

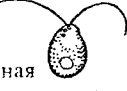
Степень организации	Chlorophyta	Chrysophyta	Xanthophyta	Dinophyta
 Монадная	Volvocales	Ochromonadales (Chrysomonadales)	Heterochloridales	Peridinales
 Ризоподиальная	—	Chrysamoebidiales (Rhizochrysidales)	Rhizochloridales	Dinamoebidiales
 Пальмеллоидная	Tetrasporales	Chrysocapsales	Heterogloeales	Gloeodinales
 Коккоидная	Chlorococcales	Chrysosphaerales	Mischococcales	Dinococcales
 Нитчатая	Ulotrichales	Phaeothamniales	Heterotrichales	Dinotrichales
 Сифоновая	Bryopsidales	—	Botrydiales	—

Рис. 15. Ступени организации талломов и соответствующие порядки в разных отделах водорослей

в ризоподиальное, в других — пальмеллоидное, в третьих — в коккоидное состояние. Обычно из этих временных состояний возврат к исходной монадной форме происходит более или менее легко. Если же эти переходящие, случайные состояния продлеваются во времени, так что на них будет падать большая часть жизненного цикла, а к монадному состоянию организм будет возвращаться только в момент размножения, то получатся соответственно ризоподиальный, пальмеллоидный и коккоидный типы талломов. Нитчатый таллом также без труда можно вывести из монадного: такой переход можно наблюдать каждый раз при прорастании зооспоры в нить, а из нити легко может возникнуть пластинчатый таллом. Таким образом, монадная организация — исходная для всех остальных типов организации талломов водорослей. Поскольку же начальные ступени эволюции во многих отделах водорослей представлены довольно сходными монадами¹ (различающимися, однако, по окраске, продуктам метаболизма и строению жгутиков), то параллельный ход эволюции в разных отделах водорослей объясняется параллельным развитием из монадной остальных ступеней морфологической дифференцировки таллома. Усложнение строения и переход к многоклеточности сопровождались потерей подвижности в вегетативном состоянии. Исходная монадная организация сохранялась только

¹ Некоторые отделы, однако, совсем лишены жгутиковых стадий (красные, синезеленые водоросли), и для них невозможно установить родство со жгутиковыми.

у репродуктивных клеток, и то не всегда. При этом подвижная монадная стадия, все более сокращаясь, удержала, по-видимому, основные черты родоначальной формы. Вот почему монадные репродуктивные клетки водорослей из разных отделов столь полно воспроизводят признаки, присущие одноклеточным исходным представителям данного отдела (см. рис. 12).

Другой причиной, обусловившей параллельное развитие разных групп водорослей, могло быть большее однообразие водной среды по сравнению с местообитаниями суши, что и определило более однотипный ход эволюции у водорослей по сравнению с ходом эволюции организмов, покинувших водную среду.

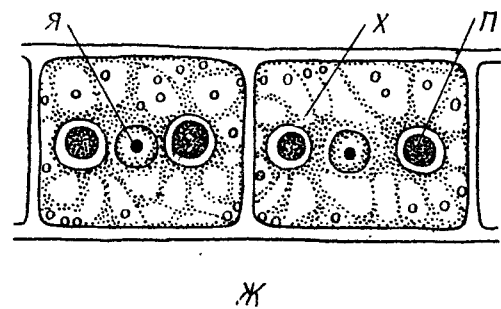
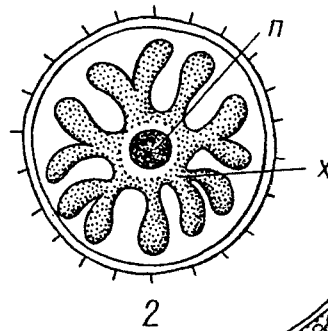
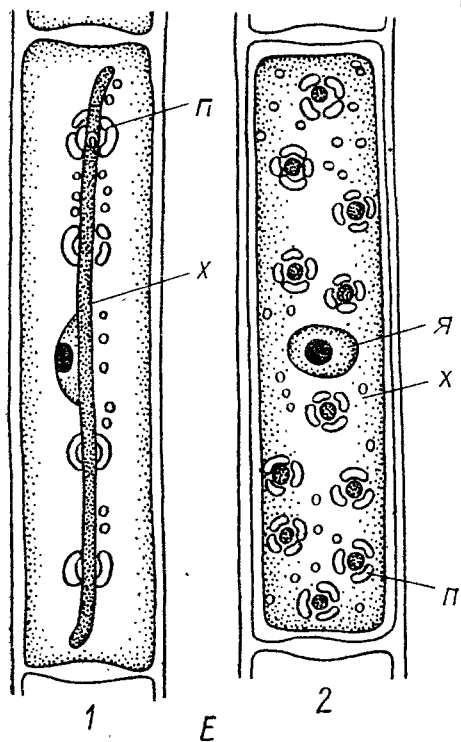
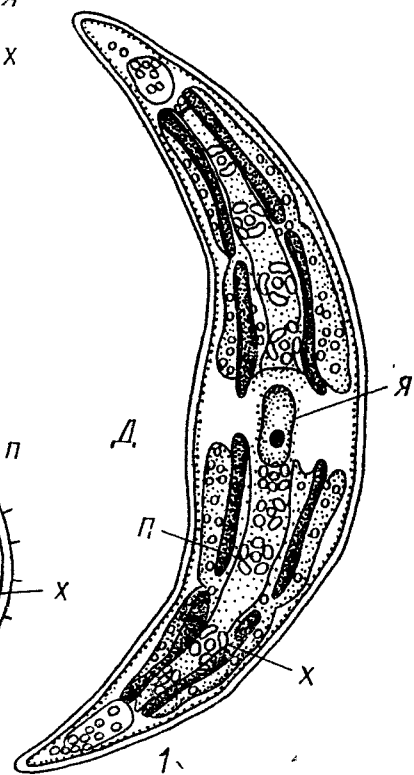
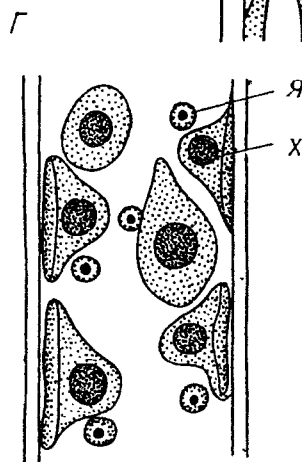
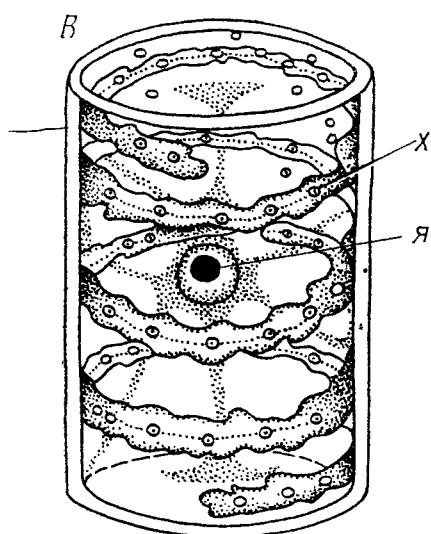
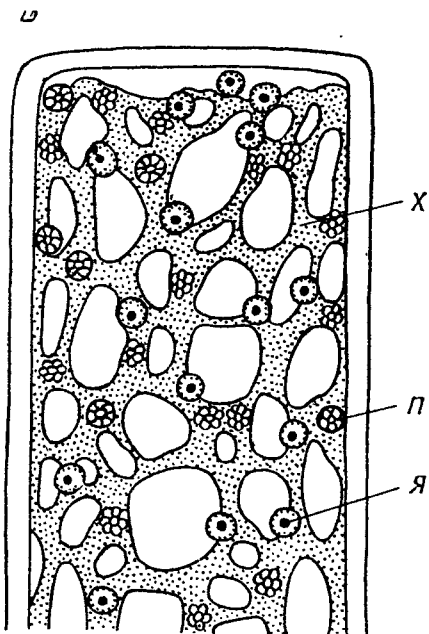
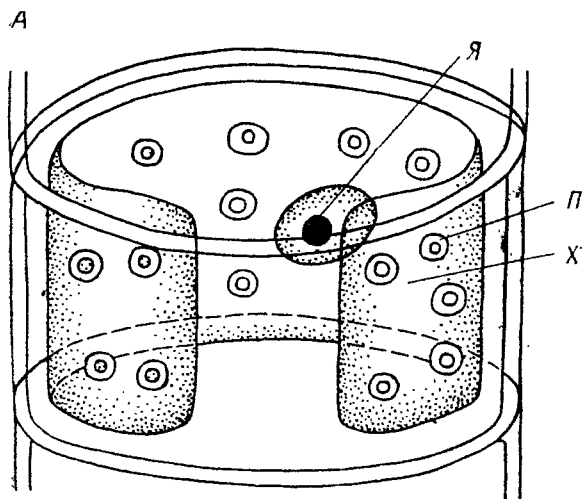
Как уже говорилось, родоначальные формы жгутиконосцев в разных отделах водорослей неодинаковы. Однако сами они могли произойти от одного общего корня. Этим объясняется то, что некоторые отделы водорослей, по-видимому, филогенетически больше связаны друг с другом, чем с другими отделами. Это относится, например, к группам *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Bacillariophyta*, имеющим ряд общих признаков (окраска, запасные продукты, строение оболочки, жгутиков), сближающих их друг с другом. Во многих системах их даже принято объединять (в качестве классов) в один общий таксон *Chrysophyta* в более широком смысле¹. В настоящем руководстве эти группы трактуются как разные отделы, однако при определении последовательности рассмотрения групп водорослей взаимная близость их учитывается.

Синезеленые водоросли, несомненно сходные с бактериями по строению клетки, обнаруживают, однако, ряд биохимических признаков, общих с эукариотными водорослями, например пигментацию и особенно кислородный (сопровождающийся выделением кислорода) фотосинтез. Таким образом, синезеленые водоросли занимают промежуточное положение между фотосинтезирующими бактериями и эукариотными водорослями. Из последних к ним ближе всего стоят красные водоросли, сходные с синезелеными по набору пигментов, продуктам запаса и отсутствию жгутиковых подвижных стадий. Следовательно, за отделом синезеленых водорослей целесообразно рассматривать красные.

Клетки многих примитивных, имеющих монадную организацию водорослей (например, джоналиелла из зеленых водорослей, охромонас из золотистых водорослей), а также зооспоры и гаметы большинства водорослей «голые», т. е. ограничены снаружи только цитоплазматической мембраной (плазмалеммой, или клеточной мембраной). У большинства водорослей, как и у высших растений, снаружи от плазмалеммы находится клеточная стенка². Клеточная стенка (обо-

¹ Некоторые авторы к указанным группам присоединяют еще бурые (*Phaeophyta*) и пиррофитовые водоросли (*Pyrrophyta*), также характеризующиеся преобладанием ряда ксантофиллов над хлорофиллами «а» (и «с») и отсутствием хлорофилла «b», создавая еще более крупный таксон *Chromophyta*.

² Помимо голых клеток (в этом отношении сходных с клетками животных) и клеток, одетых оболочками (как у высших растений), у водорослей существуют и другие типы клеточных покровов, рассмотрение которых более уместно при описании соответствующих групп.



лочка)¹ состоит из аморфного, образованного гемицеллюлозами и пектиновыми веществами матрикса, в который погружены чаще всего целлюлозные микрофибриллы², определенным образом ориентированные. Нередко в толще клеточной стенки присутствуют добавочные компоненты: кремний (педиаструм), спорополленин (хлорелла, сценедесмус и др.), карбонат кальция (ацетабулярия, харовые водоросли, падина, многие красные водоросли), альгиновая кислота, фукоидин и фуцин (у бурых водорослей). У некоторых водорослей (кладофора, эдогониум) в стенке имеется хитин. У диатомовых водорослей матрикс клеточной стенки также пектиновый, содержит в качестве скелетного вещества не целлюлозу, а кремнезем. Клеточная стенка бывает цельной или состоит из двух и более частей, пронизана порами, может нести различные выросты.

Цитоплазма у большинства водорослей расположена тонким постенным слоем, окружая большую центральную вакуоль с клеточным соком. Вакуоль отсутствует в клетках синезеленых водорослей и в монадных клетках (у пресноводных монадных форм имеются пульсирующие вакуоли). В цитоплазме эукариотных водорослей хорошо различимы элементы эндоплазматической сети, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, клеточные ядра, хроматофоры (хлоропласты).

Митохондрии обычного строения, с наружной гладкой мембраной, окружающей сильно складчатую (с кристами) внутреннюю мембрану, которая заключает центральное пространство с матриксом. В митохондриях некоторых бурых и красных водорослей наблюдались электронно-прозрачные участки, содержащие фибриллы ДНК (растворяющейся под действием дезоксирибонуклеазы). Описаны митохондриальные рибосомы более мелкие, чем цитоплазматические, расположенные как свободно в матриксе, так и прикрепленные к кристам.

Аппарат Гольджи (диктиосомы) образован рядом блюдцевидных двойных мембран, на концах которых нередко имеются вздутия, которые отшнуровываются в виде мелких пузырьков. В цистернах аппарата Гольджи формируются чешуйки, кокколиты, мастигонемы (с. 58, 201), которые затем с помощью пузырьков выносятся на поверхность клетки.

В клетках водорослей (за исключением синезеленых) из органелл особенно заметны хроматофоры (хлоропласты) — носители окраски, которые в отличие от хлоропластов высших растений чрезвычайно разнообразны по форме (рис. 16). Хроматофоры, занимающие

¹ Клеточная оболочка и клеточная стенка — синонимы, одинаково широко употребляемые в литературе.

² У многих зеленых водорослей, имеющих сифоновое строение, микрофибриллы образованы ксаланом и маннаном.

Рис. 16. Хроматофоры водорослей: А — *Ulothrix*; Б — *Cladophora*; В — *Spirogyra*; Г — *Botrydium*; Д — *Closterium* (1 — вид клетки сбоку, 2 — поперечный разрез); Е — *Mougeotia* (1 — клетка с хроматофором в профиль, 2 — с хроматофором в плане), Ж — *Zygnema*:

х — хроматофор, п — пиреноид, я — ядро

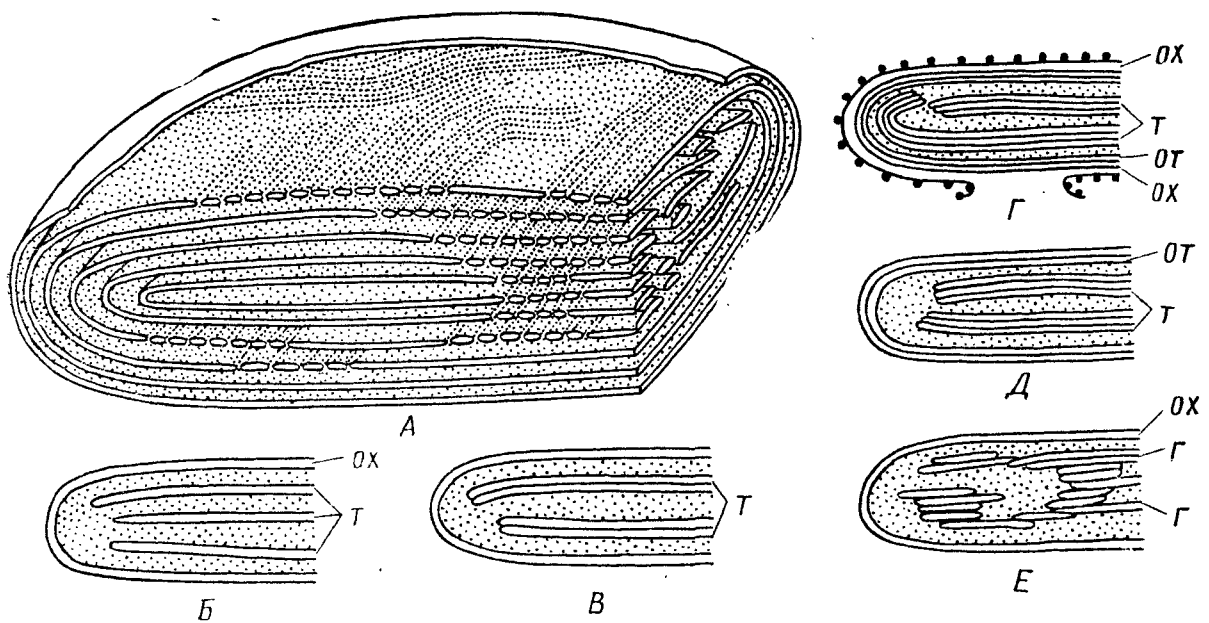


Рис. 17. Схема расположения тилакоидов в хлоропластах водорослей. А — модель хлоропласта красной водоросли; Б — одиночное расположение тилакоидов в хлоропластах красных водорослей; В — двухтилакоидные ламеллы криптофитовых; Г, Д — трехтилакоидные ламеллы в хлоропластах бурых и динофитовых водорослей; Е — граны зеленых водорослей:

ох — оболочка хлоропласта, т — тилакоиды, от — опоясывающий тилакоид, г — граны

в клетке в большинстве случаев постенное положение (париетальные хроматофоры), могут быть чашевидными (большинство видов хламидомонады), в виде кольца, опоясывающего клетку (улотрикс), в виде полого цилиндра, продырявленного многочисленными отверстиями (эдониум), одной или многих идущих по спирали лент (спирогира), одной-двух крупных париетальных пластинок (пеннатные диатомеи). У многих водорослей хлоропласты многочисленны и имеют вид зерен или дисков, расположенных в постенной цитоплазме (зеленые водоросли, имеющие сифоновую организацию, харовые, центричные диатомовые, пирофитовые, бурые, красные водоросли). Реже хроматофор занимает в клетке центральное положение, тогда чаще всего он состоит из массивной центральной части, от которой к периферии клетки отходят лопасти или гребни (звездчатый хроматофор зигнемы и большинства десмидиевых).

Субмикроскопическое строение хлоропластов водорослей в основных чертах сходно. У эукариотных водорослей хлоропласты ограничены оболочкой, под которой находится тонкозернистый материал матрикса (стромы), заключающий уплощенные, одетые мембраной мешочки или пузырьки — тилакоиды, или диски, содержащие хлорофилл и каротиноиды. Кроме того, в матриксе хлоропласта находятся рассеянные хлоропластные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения — пиреноиды. Однако в деталях тонкого строения, касающихся оболочки, расположения тилакоидов и фибрилл ДНК, формы пиреноидов, места образования и отложения зерен запасных полисахаридов,

ридов, хлоропласты водорослей обнаруживают весьма постоянные различия, что и позволяет использовать их наряду с набором пигментов, продуктами запаса и строением жгутикового аппарата в качестве таксономических признаков, характеризующих большие группы — отделы водорослей. Так, у зеленых и красных водорослей оболочка хлоропласта образована только двумя параллельными мембранами, у пирифитовых и эвгленовых — тремя, а у золотистых, желтозеленых, диатомовых и бурых водорослей вокруг одетых четырехмембранной оболочкой хлоропластов имеется сложная система мембран, находящаяся в прямой связи с мембраной ядра, — «хлоропластная эндоплазматическая сеть». Расположение тилакоидов (которые содержат хлорофилл и рассматриваются как места фотохимических реакций, тогда как фиксация CO_2 осуществляется в окружающем матриксе) в матриксе хлоропласта также неодинаково в разных отделах водорослей, при этом хлоропласты водорослей со сходными пигментами характеризуются и сходным расположением тилакоидов (рис. 17).

Наиболее простое расположение наблюдается у красных водорослей, у которых тилакоиды лежат в матриксе поодиночке (рис. 17, А, Б). У остальных эукариотных водорослей тилакоиды группируются, образуя ламеллы, причем число тилакоидов, входящих в состав одной ламеллы, постоянно в пределах больших групп, объединяющих родственные водоросли. Есть водоросли (криптофитовые), у которых тилакоиды соединяются по два (рис. 17, В). У золотистых, желтозеленых, диатомовых, бурых, пирифитовых и эвгленовых водорослей тилакоиды располагаются преимущественно по три (рис. 17, Г, Д). Обычно между соседними тилакоидами внутри ламеллы имеются промежутки. У зеленых водорослей наиболее переменное расположение тилакоидов: число их в ламеллах может колебаться от двух до шести, а иногда до двадцати; в таких случаях стопки тилакоидов столь тесно прижаты друг к другу, что пространство между соседними тилакоидами исчезает, и тогда эти стопки называют г р а н а м и (рис. 17, Е). Помимо зеленых водорослей грани имеются и у эвгленовых водорослей. В хлоропластах золотистых, желтозеленых, диатомовых и бурых водорослей с трехтилакоидными ламеллами находятся так называемые периферические (опоясывающие) тилакоиды, идущие параллельно оболочке хлоропласта и окружающие остальные тилакоиды, пересекающие хлоропласт (рис. 17, Г, Д).

У одних видов красных водорослей опоясывающие тилакоиды имеются, у других — отсутствуют. У зеленых и эвгленовых водорослей опоясывающие тилакоиды в хлоропластах отсутствуют. Только у зеленых водорослей крахмал откладывается в матриксе хлоропласта между ламеллами и вокруг пиреноида, у всех остальных водорослей запасные вещества (хризоламиарин, ламинарин, крахмал пирифитовых водорослей, парамилон, багрянковый крахмал) откладываются вне хлоропласта — в цитоплазме.

Существуют различия и в распределении в хлоропластах электронно-прозрачных участков, содержащих фибриллы ДНК, — генофоров: если у зеленых, пирифитовых и красных водорослей эти участки беспорядочно рассеяны по матриксу хлоропласта, то у бурых отмечена

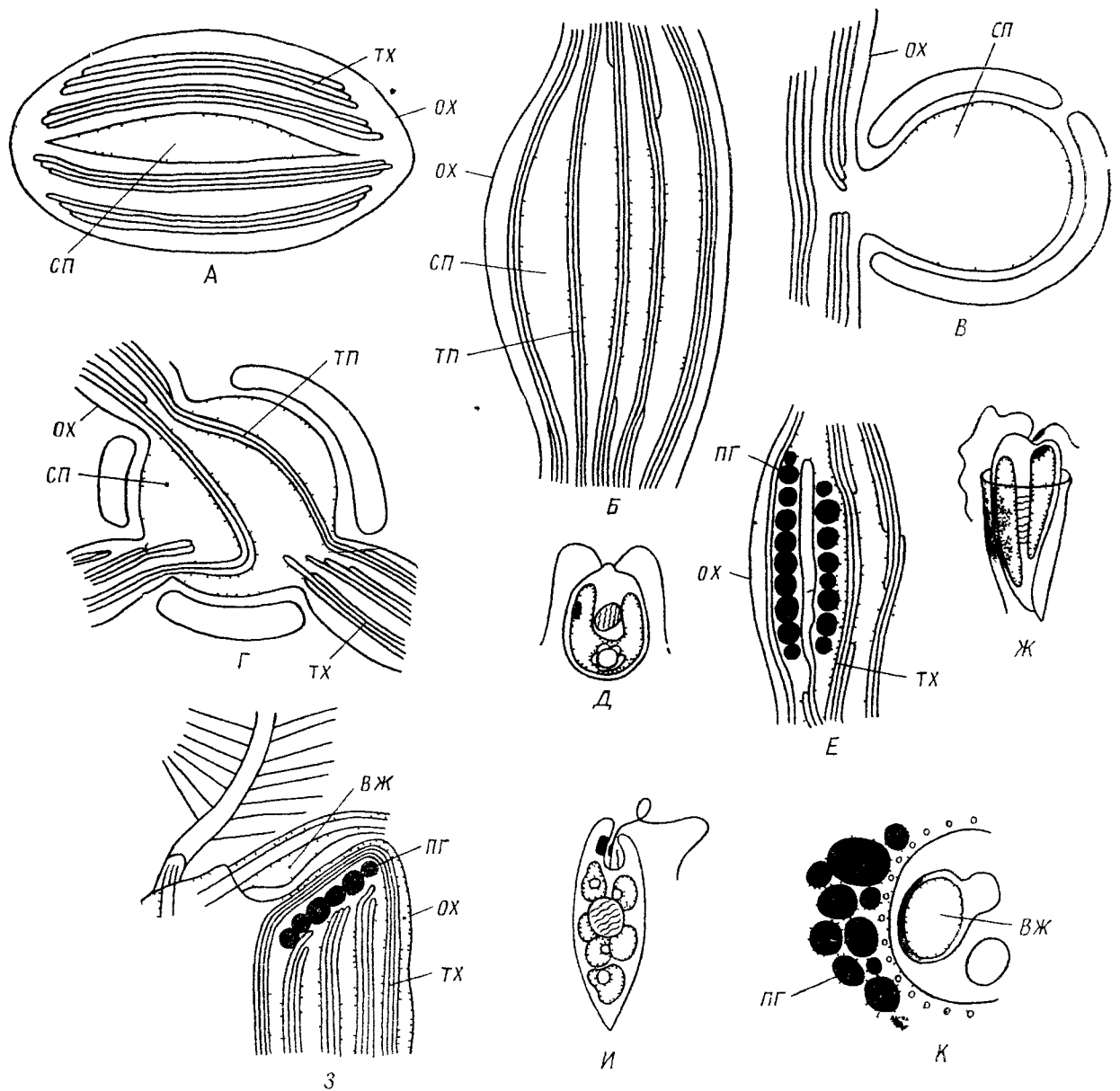


Рис. 18. А — Г — разные типы пиреноидов водорослей (подробное описание см. в тексте); Д, Е — стигма *Chlamydomonas*; Ж, З — стигма *Dinobryon*; И, К — стигма *Euglena*
 ох — оболочка хлоропласта, тх — тилакоиды хлоропласта, сп — строма пиреноида, тп — тилакоиды, пронизывающие пиреноид, пг — пигментные глобулы, вж — вздутие основания жгута, прилегающего к стигме

точная локализация кольцеобразного генофора под периферической (опоясывающей) ламеллой.

У всех представителей отделов эукариотных водорослей хлоропласты содержат особые включения — пиреноиды, которые могут находиться внутри хлоропласта или выдаваться за его пределы (сидеть на одной или многих ножках), но и в этом случае они заключены в оболочку хлоропласта (рис. 18, А — Г). Пиреноид имеет гранулярную белковую строму, в которую у одних видов ламеллы внедряются, а у других этого не наблюдается. Расположение тилакоидов в строме

пиреноида может быть различным. У зеленых водорослей матрикс пиреноида отделяется от матрикса собственно хлоропласта гранулами или пластинками крахмала.

Основные особенности строения хлоропластов суммированы в табл. 1.

Таблица 1. Основные особенности строения хлоропластов, характерные для разных отделов эукариотных водорослей

Отделы водорослей	Хлоропластные ламеллы			Оболочка хлоропластов		Запасные продукты	
	Число тилакоидов на ламеллу	Наличие периферических опоясывающих ламелл	Главные хлорофиллы	Число мембран вокруг хлоропласта	Наличие «хлоропластной эндоплазматической сети»	Главное запасное вещество	Крахмал внутри хлоропласта
Красные	1	+	a, d	2	—	Багрянковый крахмал	—
Зеленые	2 — много	—	a, b	2	—	Крахмал	+
Золотистые	3	+	a, c	4	+	Хризоламин	—
Желтозеленые	3	+	a, c	4	+	»	—
Диатомовые	3	+	a, c	4	+	»	—
Бурые	3	+	a, c	4	+	Ламинарин	—
Пирофитовые	3	—	a, c	3	—	Крахмал	—
Эвгленовые	3	—	a, b	3	—	Парамилон	—

Монадные клетки обычно имеют кирпично-красный глазок, или стигму, представленный рядами гранул, содержащих пигмент астаксантин (гематоксин). У водорослей разных групп глазки в деталях различаются. В большинстве случаев они являются частью хлоропласта, располагаясь между ламеллами, однако у эвгленовых водорослей глазки находятся вне пластиды. Среди тех водорослей, у которых гранулы стигмы заключены в оболочку хлоропласта, у одних нет связи глазка со жгутиковым аппаратом (зеленые водоросли), у других (золотистые, желтозеленые, бурые) такая связь имеется, и тогда основание заднего жгута, расположенное вблизи глазка, несет характерное вздутие (рис. 18, 3). У эвгленовых водорослей глазок располагается вне хлоропласта, но связан со жгутиком. Особенно сложно устроенные глазки встречаются среди пирофитовых водорослей.

Монадные клетки снабжены жгутиками. Жгутики всех водорослей имеют единый план строения. Жгутик можно подразделить на наружный и внутренний — экстра и интрацеллюлярный отрезки. Наружный отрезок, или свободная часть жгута, всегда одетая жгутиковой мембраной, которая служит непосредственным продолжением цитоплазматической мембраны, в свою очередь состоит из трех частей: кончика, главного стержня и переходной зоны. Внутренний — интрацеллюлярный отрезок охватывает основание жгута (базальное тело) и корни жгута.

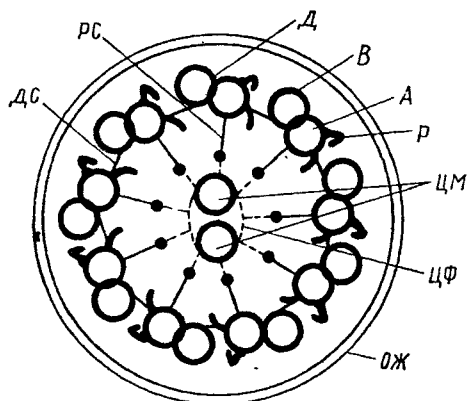


Рис. 19. Схема поперечного разреза через стержень жгута:

ож — оболочка жгута, д — наружные дублиты, образованные А- и В-микротрубочками, р — боковые руки, цм — центральные микротрубочки, цф — центральный футляр, дс — интердублетные соединения, рс — радиальные спицы

А-трубочка каждого дублета снабжена двумя короткими выступами — боковыми «руками», обращенными к следующему дублету. Обе центральные микротрубочки могут быть заключены в общий чехол.

Кончик — это участок жгута, тупой или слегка заостренный, у которого нарушается описанное для главного стержня жгута нормаль-

Под мембраной жгута находится матрикс, образованный белками. Весь жгутиковый аппарат пронизан пучком белковых микротрубочек (или фибрилл) — аксономой, поперечный разрез которой выглядит неодинаково на разных уровнях жгута: в его кончике, стержне, переходной зоне и базальном теле (рис. 19, 20).

Главный стержень на поперечном срезе (рис. 19) обнаруживает типичное для всех водорослей (и вообще эукариотных растительных и животных организмов) расположение микротрубочек, или фибрилл: кольцо из девяти пар (дублетов) микротрубочек окружает две одинарные центральные микротрубочки — структура $(9-9)+2^1$. Каждый дублет образован А- и В-микротрубочками,

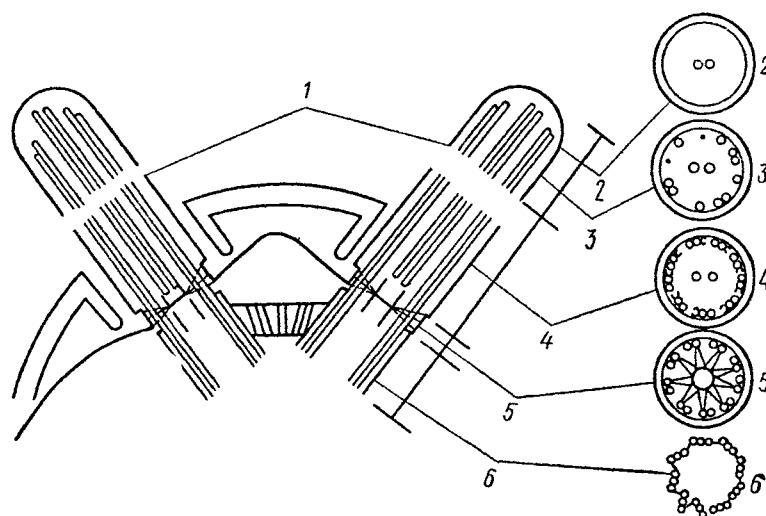


Рис. 20. Схема электронно-микроскопического строения жгутиков *Chlamydomonas*:

1 — продольный разрез жгутика, 2, 3 — поперечный разрез через кончик жгута, 4 — поперечный срез через стержень жгута, 5 — переходная зона, 6 — поперечный разрез через основание жгута — базальное тело (подробное описание в тексте)

¹ Центральные микротрубочки, или фибриллы, отсутствуют в жгутиках мужских гамет диатомовых водорослей, а у зеленой водоросли *Golenkinia* имеется только одна центральная микротрубочка.

ное (9—9) + 2 расположение микротрубочек. По мере приближения к кончику утрачивается материал матрикса и периферические дублеты один за другим постепенно теряют одну из микротрубочек, становясь одинарными, но сохраняя при этом изначальное круговое расположение. Затем постепенно сокращается число периферических микротрубочек, пока не останутся только центральные фибриллы, которые сохраняются почти до самого конца жгута (рис. 20).

Переходная зона — между свободной частью жгута и базальным телом — внешне легко отличается от стержня, так как здесь жгутик перетянут — жгутиковая мембрана плотно подходит к дублетам аксонемы. У проксимального — морфологически нижнего конца наружной части жгута находится базальный диск, у которого оканчиваются две центральные микротрубочки. Периферические дублеты продолжают ниже базального диска, где к ним вскоре добавляются дополнительные трубочки, превращающие дублеты в триплеты базального тела (рис. 20).

Девять триплетов базального тела соединяются друг с другом тонкими нитями между А- и С-трубочками соседних триплетов (см. рис. 20, б).

Жгутики, по-видимому, всех водорослей имеют «корни», прикрепленные к их базальным телам. Корни обычно бывают двух типов: группы исчерченных полосатых волокон и группы микротрубочек. Ориентация корней по отношению к базальным телам и в клетке различна. Например, у хламидомонады базальные тела двух жгутиков связаны друг с другом широким полосатым корнем, от которого отходят четыре четырехчленных микротрубчатых корня, идущих назад в клетку непосредственно под цитоплазматической мембраной (рис. 21).

При едином общем плане строения жгутики разных водорослей могут отличаться в деталях, причем эти различия весьма постоянны и характерны для больших групп — отделов водорослей. Число жгутиков может варьировать от одного до многих, хотя преобладают двужгутиковые формы. Места прикрепления к клетке разнообразны: жгутики могут отходить от конца клетки — терминальные или сбоку — латеральные.

У двужгутиковых клеток оба жгутика могут быть одинаковой длины — изоконтные или разной длины — гетероконтные, одинакового строения — изоморфные или различаться по форме — гетероморфные. В последнем случае один из жгутиков (обычно более короткий) может быть гладким, а другой нести прикрепленные к его мембране волосовидные образования — мастигонемы. Мастигонемы имеют сложное и разнообразное строение и распо-

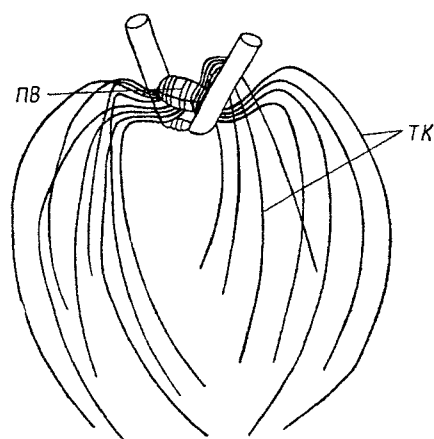


Рис. 21. Жгутиковые корни *Chlamydomonas* :

тк — четырехчленные трубчатые жгутиковые корни, пв — полосатые волокна, соединяющие базальные тела жгутиков

ложение. Поверхность жгутиков может быть покрыта различной формы чешуйками¹, нести шипы.

Большинство перечисленных особенностей касается морфологии жгутиков, однако имеются специфические отклонения и в тонком строении: так, у диатомовых водорослей в жгутике отсутствуют центральные микротрубочки, т. е. вместо обычного строения $(9-9) + 2$ трубочки расположены $(9-9) + 0$. Особенно вариабельна переходная зона жгутика, в которой у зеленых водорослей находится так называемое звездчатое тело (рис. 20), у золотистых водорослей между периферическими дублетами и центральными трубочками в этой зоне имеется спиральное тело, а у пиррифитовых водорослей переходная зона имеет камерное строение благодаря диафрагмам. Сказанным не исчерпываются все особенности жгутиков, которые лучше разобрать при описании отдельных представителей. Особенности жгутикового аппарата, свойственные тем или иным отделам водорослей, показаны в табл. 2.

Таблица 2. Особенности строения жгутиков в разных отделах водорослей

Отделы водорослей	Число жгутиков	Длина*		Форма		Поверхность жгута			Особенности тонкого строения (с. ж. — стержень жгута; п. з. — переходная зона)
		изоконтные	гетероконтные	изоморфные	гетероморфные	с мастигонемами	с чешуйками	гладкая	
Зеленые	2 — много	+		+		+	+	+	Звездчатое тело (п. з.)
Золотистые	2(1) — 3 (гаптонема)		+		+	+	+		Спиральное тело (п. з.)
Желтозеленые (разножгутиковые)	2		+		+	+		+	
Диатомовые	1					+			$(9-9) + 0$ (с. ж.)
Бурые	2(1)		+		+	+		+	Двойное спиральное тело
Эвгленовые	1—7		+	+		+			

Клетки эукариотных водорослей содержат одно или много типичных клеточных ядер, делящихся, как правило, кариокинетически (митоз). Пиррифитовые водоросли характеризуются особым ядром, носящим специальное название мезокарион с хромосомами, лишенными гистонов и различимыми в интерфазном ядре. На рис. 22 дана схема строения клетки эукариотной водоросли на примере хламидомонады по данным электронной микроскопии.

¹ Чешуйки и мастигонемы образуются внутри клетки — в перинуклеарном пространстве (между двумя мембранами ядерной оболочки), в цистернах аппарата Гольджи и в пузырьках мигрируют к поверхности клетки, где освобождаются у места отхождения жгутиков, к поверхности которых они и прикрепляются.

Размножение. Обычно различают вегетативное, бесполое и половое размножение. К вегетативному можно отнести те процессы размножения, при которых части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопластах. Обычный пример вегетативного размножения — фрагментация — разрыв на отдельные участки талломов нитчатых водорослей. Более специализированная форма вегетативного размножения — образование толстостенных, переполнен-

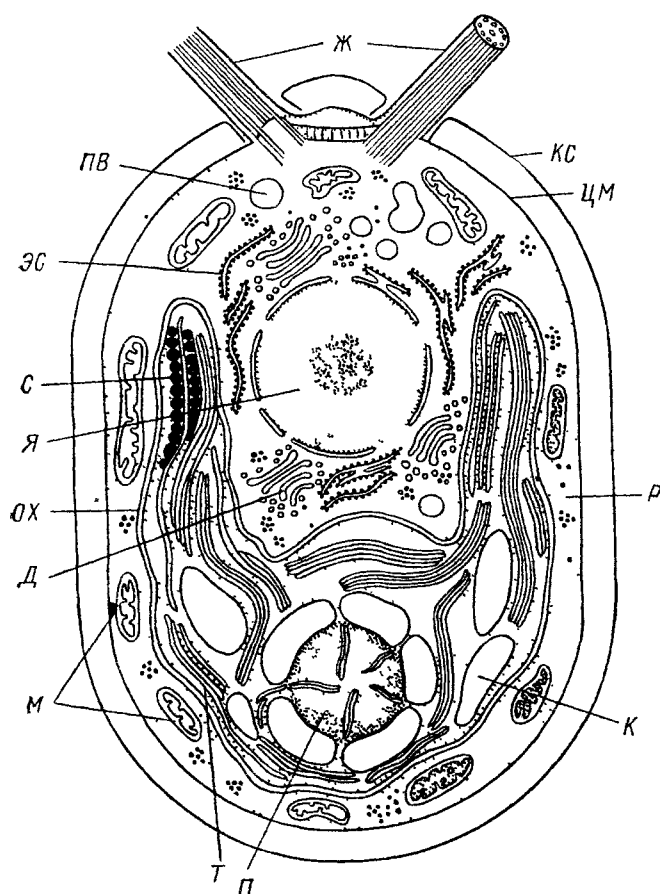


Рис. 22. Схема строения клетки *Chlamydomonas* по электронной микрофотографии

КС — клеточная стенка, ЦМ — цитоплазматическая мембрана, ОХ — оболочка хроматофора, Т — тилакоиды, С — стигма, П — пиреноид, К — крахмал, М — митохондрии, Д — диктиосомы, Р — рибосомы, ЭС — эндоплазматическая сеть, Я — ядро, ПВ — пульсирующие вакуоли, Ж — жгутик

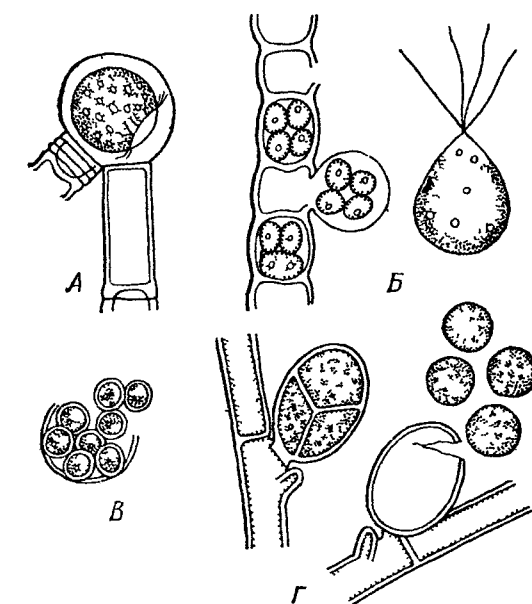


Рис. 23. Бесполое размножение водорослей. Зооспорообразование А — у *Oedogonium*, Б — у *Ulothrix*. Апланоспорообразование В — у *Chlorella*, Г — у *Callithamnion*

ных запасными продуктами клеток, которые предназначены для перенесения неблагоприятных условий. Такие клетки, называемые акинетами, часто развиваются у нитчатых зеленых и синезеленых водорослей.

Бесполое размножение осуществляется посредством особых спор. Самый обычный способ бесполого размножения во многих отделах водорослей — посредством зооспор — как правило, голых монадных клеток (рис. 23, А, Б). Из содержимого каждой клетки может сформироваться только одна зооспора (например, у эдогонииума) или чаще содержимое клетки делится на две, четыре, восемь или более частей и продуцируется соответствующее количество зооспор. У многих водорослей клетки, в которых формируются зооспоры, не дифференцирова-

ны специально, однако у зеленой водоросли трентеполии и у всех бурых водорослей есть специальные спорангии, образующиеся только во время бесполого размножения и отличающиеся по форме и размерам от обычных вегетативных клеток.

У значительного числа водорослей вместо зооспор образуются апланоспоры — неподвижные, лишенные жгутиков споры. Примеры — моно- и тетраспоры красных водорослей (рис. 23, Г), тетраспоры диктиотовых из отдела бурые водоросли. В тех случаях, когда апланоспоры, еще будучи заключенными в оболочку материнской клетки, принимают все отличительные черты последней — характерные очертания, особенности оболочки, их называют автоспорами (например, у многих хлорококковых из зеленых водорослей, рис. 23, В).

У колониальных монадных и коккоидных зеленых водорослей при бесполом размножении образуются дочерние колонии. В ряде групп водорослей бесполое размножение отсутствует: у конъюгат, харовых водорослей, многих зеленых водорослей сифонового строения, у всех диатомовых, фукусовых из бурых водорослей.

Половое размножение широко распространено почти во всех отделах водорослей (пока оно неизвестно лишь у синезеленых). Сущность полового процесса заключается в слиянии — копуляции двух половых клеток гамет (возникающих в специальных материнских клетках — гаметангиях), в результате чего образуется зигота. Половой процесс обычно осуществляется в несколько этапов: вслед за слиянием цитоплазмы двух гамет — плазмогамией рано или поздно следует кариогамия — слияние ядер, происходящих из той и другой гаметы, и ассоциация их хромосом внутри ядра зиготы. Ядро зиготы таким образом несет двойной набор хромосом, т. е. диплоидно. Заключительный этап полового процесса — редукционное деление (мейоз) диплоидного ядра, при котором количество хромосом уменьшается вдвое.

При изогамии — примитивной форме полового процесса — сливаются подвижные гаметы, морфологически не различающиеся¹ (рис. 24, А).

Изогамия обычно связана с отсутствием дифференцированных органов для производства гамет, которые возникают благодаря делению протопластов обычных вегетативных клеток. Исключение составляют изогамные бурые водоросли из порядков эктокарповые и сфацеляриевые, у которых гаметангии представлены многокамерными или многогнездными спорангиями. У многих водорослей с изогамным половым процессом наблюдается разница в поведении сливающихся гамет: одна более пассивна, другая более активна. Так, у эктокарпуса и сфацелярии одни гаметы (женские) имеют более короткий период движения, другие (мужские) сохраняют подвижность дольше, и слияние происходит только после прекращения движения женских гамет.

При анизогамии, или гетерогамии, сливающиеся подвижные гаметы различаются размерами (рис. 24, Б).

¹ При еще более примитивной хлогамии сливаются цельные вегетативные особи.

Оогамия, или оогамный половой процесс, заключается в слиянии крупной неподвижной, лишенной жгутиков яйцеклетки с мелким, снабженным жгутиками сперматозоидом (рис. 24, В). У красных водорослей яйцеклетки оплодотворяются мужскими клетками, лишенными жгутиков, — спермациями. Оогамия встречается у простых — монадных и коккоидных — водорослей, однако гораздо шире распространена у водорослей с нитчатой и тканевой организацией таллома. У последних сперматозоиды и яйцеклетки, как правило, развиваются в специальных половых органах — антеридиях и оогониях, обычно резко отличающихся от вегетативных клеток.

В ряде случаев (например, у конъюгат) сливается содержимое двух вегетативных недифференцированных клеток, физиологически исполняющих функцию гамет. Такой половой процесс называется конъюгацией (рис. 24, Г).

Растения, производящие гаметы, могут быть обоеполыми — гомоталлическими и раздельнополыми — гетероталлическими. В первом случае к копуляции способны гаметы, происходящие из одного растения (из одной клетки). В случае гетероталлизма копуляция наступает между гаметами из разных растений. Гетероталлизм наблюдается при любой форме полового процесса; у изогамных форм гаметы при морфологическом тождестве оказываются физиологически различными и обозначаются условными знаками «+» и «—».

Во всех случаях в результате полового процесса образуется зигота, содержащая одно копуляционное диплоидное ядро — продукт слияния ядер двух гамет. Чаще всего зигота окружается толстой оболочкой, переполняется запасными продуктами и растворимым в жирах пигментом кирпично-красного цвета — атаксантином (гематохромом). Затем она прорастает или сразу, или после более или менее продолжительного периода покоя.

Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле водорослей неодинаково. В одних случаях прорастание зиготы сопровождается редукционным делением копуляционного ядра (зиготическая редукция), при этом развивающиеся растения оказываются гаплоидными. Так, у многих зеленых водорослей зигота — единственная диплоидная стадия в цикле развития, вся вегетативная фаза проходит у них в гаплоидном состоянии — они являются гаплонтами.

У других водорослей, наоборот, вся вегетативная фаза диплоидна, гаплоидная фаза представлена лишь гаметами, перед образованием которых и происходит редукционное деление ядра (гаметическая

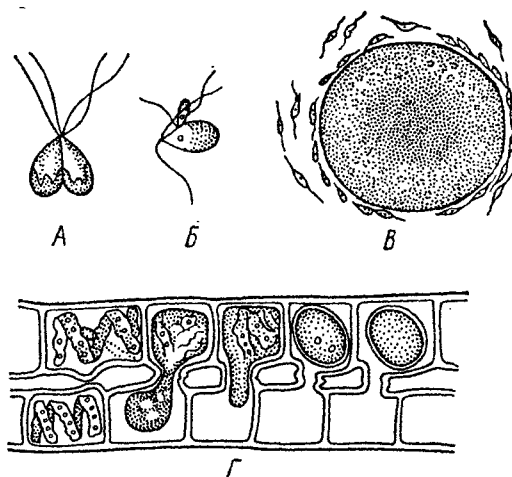
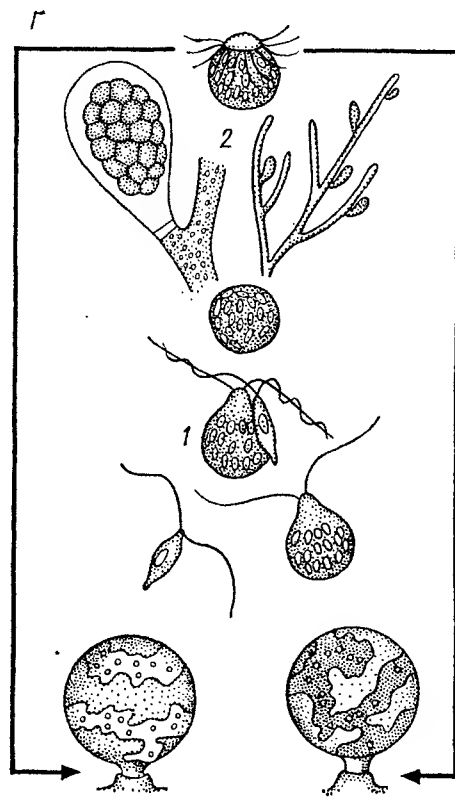
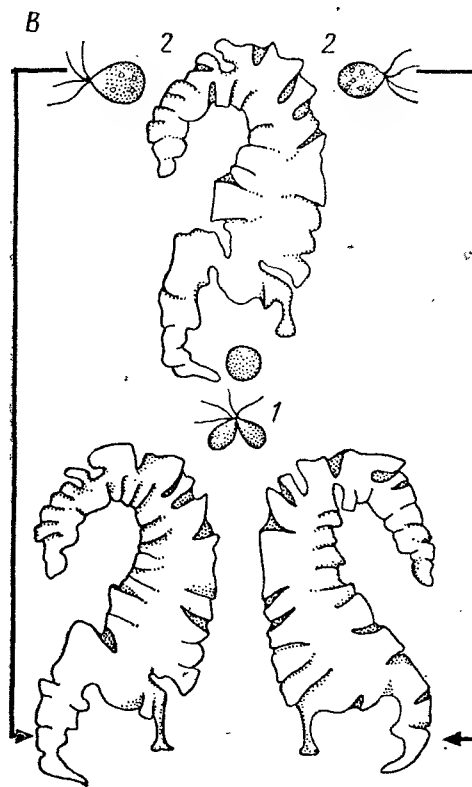
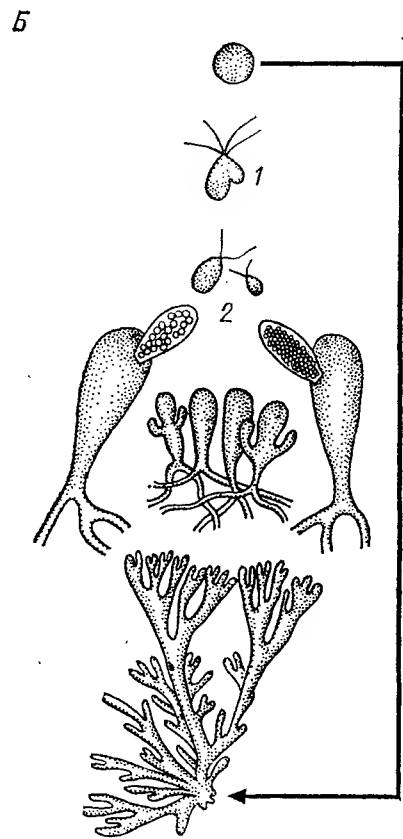
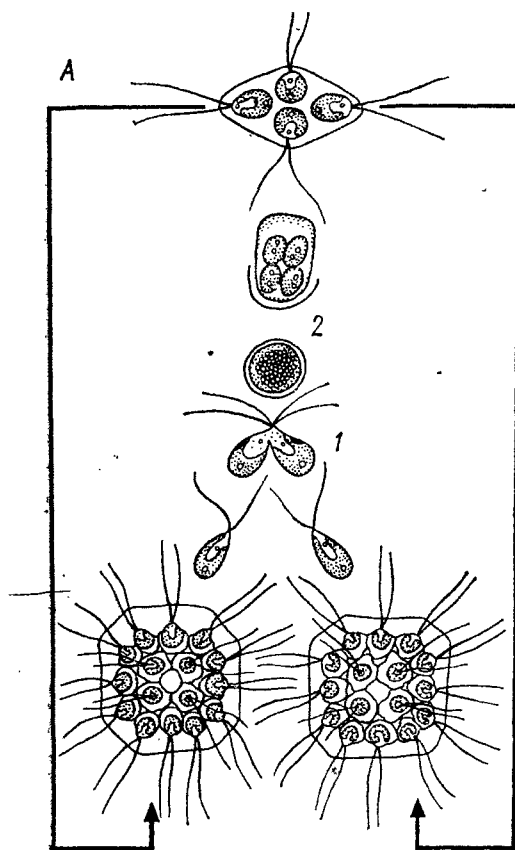


Рис. 24. Разные формы полового процесса у водорослей. А — изогамия у *Ulothrix*; Б — гетерогамия у *Codium*; В — оогамия у *Fucus*; Г — конъюгация у *Spirogyra*



редукция). Зигота без редукционного деления ядра прорастает в диплоидный таллом. Эти водоросли являются диплоонтами. Таковы многие зеленые водоросли, имеющие сифоновое строение, все диатомовые, из бурых — представители порядка фукусовых. Наконец, у третьих редукционное деление ядра предшествует образованию зооспор или апланоспор, развивающихся на диплоидных талломах (спориическая редукция). Они вырастают в гаплоидные растения, размножающиеся только половым путем. После слияния гамет зигота развивается в диплоидное растение, несущее только органы бесполого размножения. Таким образом, у этих водорослей имеет место чередование поколений (генераций): диплоидного бесполого спорофита и гаплоидного полового гаметофита. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (изоморфная смена поколений) или же резко различны по внешнему виду (гетероморфная смена поколений). Изоморфная смена генераций характерна для морских видов ульвы, энтероморфы, кладофоры, хетоморфы из зеленых водорослей, для ряда порядков бурых и большинства красных водорослей. Гетероморфная смена генераций особенно распространена среди бурых водорослей, но встречается у зеленых и красных водорослей. Схема смены ядерных фаз и генераций у зеленых водорослей представлена на рис. 25.

ОТДЕЛ СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CYANOPHYTA

Сюда относят одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, различно окрашенные в зависимости от соотношения пигментов, представленных помимо хлорофилла «а» и каротиноидов еще синими пигментами — фикоцианином и аллофикоцианином и красным фикоэритрином.

Пигментация, а также полное отсутствие жгутиковых стадий сближают синезеленые водоросли с красными. С другой стороны, особенности строения клетки синезеленых водорослей, лишенной типичных ядер, митохондрий, хромофоров, служат основанием для объединения их с отделом дробянок (Schizophyta) в группу Procaryota.

При рассматривании клетки синезеленых водорослей в оптическом микроскопе можно видеть, что окруженная оболочкой цитоплазма лишена, как правило, вакуолей с клеточным соком, окрашена в перифе-

Рис. 25. Схема смены ядерных фаз и генераций у зеленых водорослей. А — тип гониума: смены генераций нет, вся жизнь в гаплоидной фазе, диплоидна только покоящаяся зигота; Б — тип кодиума: смены генераций нет, вся жизнь проходит в диплоидной фазе, гаплоидны только гаметы; В — тип ульвы: изоморфная смена генераций, гаметофит и спорофит одинаковы внешне, но различаются цитологически (первый гаплоидный, второй диплоидный); Г — тип галицистиса: гетероморфная смена генераций, гаметофит и спорофит различаются внешне — пузыревидный гаметофит (*Halicystis*) чередуется с нитчатым спорофитом (*Derbesia*):

1 — копуляция, 2 — редукционное деление

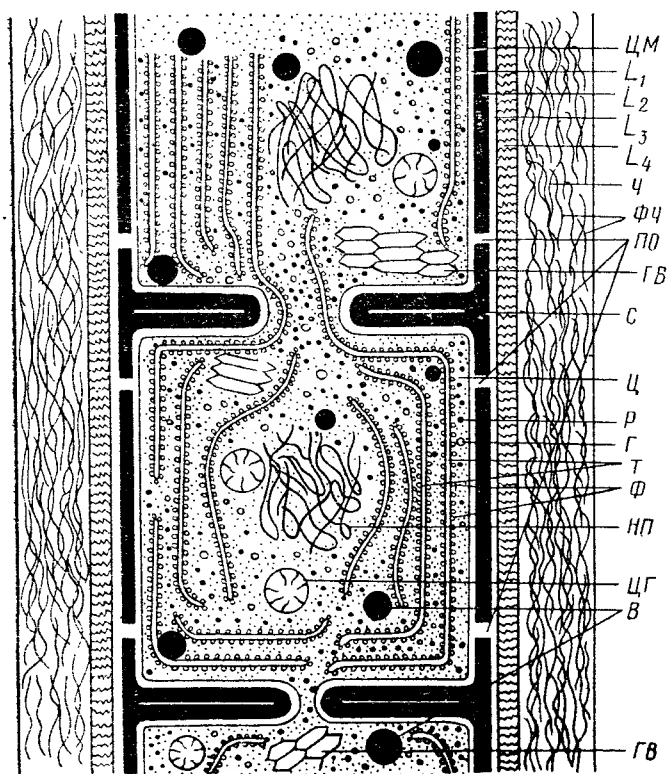


Рис. 26. Схема строения клетки синезеленых водорослей на примере нитчатой водоросли *Lynghya*:

цм — цитоплазматическая мембрана, L_1 — L_4 — слои клеточной стенки, ч — чехол, фч — фибриллы чехла, по — поры в клеточной стенке, ц — цитоплазма, р — рибосомы, гв — газовые везикулы, г — гликоген, т — тилаконды, ф — фикобилинсомы, нп — нуклеоплазма, содержащая нити ДНК, цг — цианофициновые гранулы, в — волютин, с — септа

рических частях (хромато-плазма) и бесцветна в центре (цетроплазма). Резкой границы между хромато-плазмой и цетроплазмой нет. В цетроплазме локализована ДНК, что позволяет рассматривать ее как примитивное клеточное ядро, хотя ядерная оболочка и ядрышки отсутствуют. В цитоплазме, кроме того, находятся включения запасающего характера (гликоген, волютин, цианофициновые зерна) и часто полости, наполненные газом, — газовые вакуоли, или псевдовакуоли. У одних видов псевдовакуоли встречаются на протяжении всей вегетативной жизни, у других — только на определенных стадиях развития. В электронном микроскопе клетки синезеленых водорослей имеют следующее строение (рис. 26).

Кнаружи от цитоплазматической мембраны находится клеточная стенка, которая состоит из четырех четко разграниченных слоев, обозначаемых

L_1 , L_2 , L_3 , L_4 . Непосредственно кнаружи от цитоплазматической мембраны расположен электронно-прозрачный слой L_1 , за которым следует электронно-плотный слой L_2 , состоящий из муреина¹ — вещества, являющегося основным компонентом клеточной стенки бактерий. У эукариотных водорослей и грибов это вещество не обнаружено. Таким образом, и по химизму клеточной стенки синезеленые водоросли, нередко называемые теперь синезелеными бактериями — циано-бактериями, более близки бактериям, чем эукариотным водорослям. Именно этот муреиновый слой L_2 определяет прочность стенки. Будучи изолирован, этот основной слой клеточной стенки способен сохранять форму всей клетки. Кнаружи от муреинового слоя находятся электронно-прозрачный слой L_3 и мембраноподобный слой L_4 . Эти слои, образованные углеводами, в отличие от слоя L_2 гибкие, пластичные. Упомянутые четыре слоя наблюдаются в продольных стенках нитчатых синезеленых водорослей. Поперечные стенки, или септы, нитчатых синезеленых водорослей образованы только слоями L_1 и L_2 . У одно-

¹ Мукополимер, в состав которого входят два аминсахара и три аминокислоты; растворяется под действием фермента лизоцима.

клеточных форм наружные слои L_3 и L_4 образуются на септах только после начала разъединения клеток. Как в продольных стенках, так и в септах нитчатых (гормогониевых) синезеленых водорослей имеются поры, через которые соединяются цитоплазматические мембраны и протопласты соседних клеток; эти цитоплазматические тяжи называются плазмодесмами.

У многих синезеленых водорослей поверх клеточных стенок находятся слизистые слои, которые могут быть толстыми и плотными и образуют чехлы или капсулы, обычно заключающие несколько клеток, или же слизь представлена в виде тонкого жидкого слоя. Слизь предохраняет клетки от высыхания и, по-видимому, принимает участие в процессе скользящего движения. Тонкая структура слизи — фибриллярная (волокнистая). Фибриллы в аморфном матриксе либо по спирали окружают нить, либо ориентированы перпендикулярно поверхности нити, либо располагаются в слизи беспорядочно.

Присущественно в периферической цитоплазме — хроматоплазме локализованы тилакоиды (в мембраны тилакоидов «встроены» молекулы хлорофилла и каротиноидов), способные, однако, проникать во все части клетки. Тилакоиды не отграничены от цитоплазмы мембранами, как у других хлорофиллоносных растений, т. е. истинные хлоропласты, одетые оболочкой, здесь отсутствуют. Периферически расположенные тилакоиды обычно ориентированы параллельно продольной клеточной стенке, но иногда они расположены перпендикулярно к продольной стенке. Изредка тилакоиды рассеяны по всей клетке.

Тилакоиды синезеленых водорослей никогда не образуют групп, как это свойственно эукариотным водорослям, за исключением красных, где тилакоиды также расположены одиночно. Добавочные пигменты синезеленых водорослей (фикоцианин, аллофикоцианин и фикоэритрин) в форме гранул — ф и к о б и л и с о м — локализованы на поверхности тилакоидов.

Центр клетки, обычно свободный от тилакоидов, занят нуклеоплазмой, не отграниченной от остальной цитоплазмы ядерной оболочкой. В нуклеоплазме находятся фибриллы ДНК. Для ядерного материала синезеленых водорослей, как и для бактерий и фагов, характерно отсутствие гистонов, чем они отличаются от остальных эукариотных организмов, ядерная субстанция которых представлена фибриллами ДНК-гистон¹.

В цитоплазме, не занятой тилакоидами и нуклеоплазмой, находятся рибосомы и запасные вещества: гликоген, волютин (метахроматин), цианофициновые гранулы.

Газовые вакуоли, рассеянные по всей клетке или располагающиеся у поперечных перегородок (септ), состоят из тесно упакованных наподобие сот, полых, одетых мембраной субъединиц — газовых везикул (газовых пузырей). Газовые везикулы имеют форму полых цилиндрических трубок с коническими шапочками у концов. Они могут быть изолированы из клетки без изменения их формы. Подвергнутые

¹ Отсутствие гистонов характерно также для ядерного материала пиропитовых водорослей.

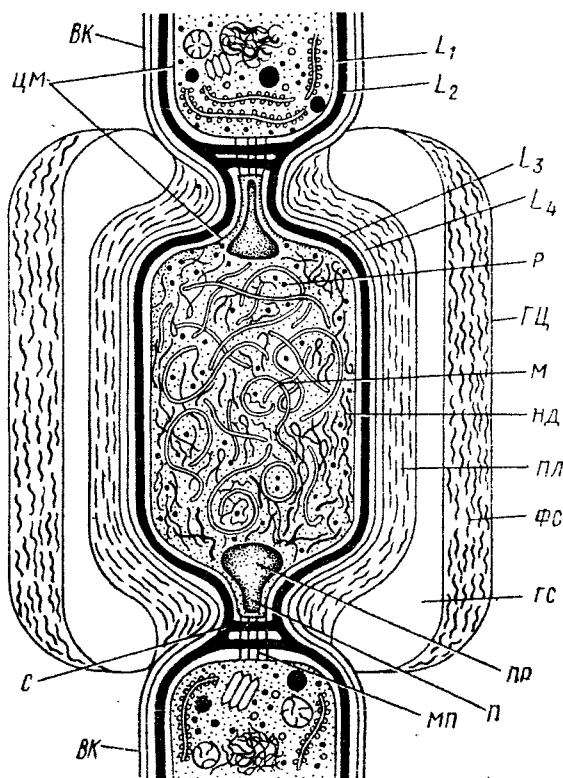


Рис. 27. Схема строения гетероцисты:

цм — цитоплазматическая мембрана, L_1 — L_4 — слои клеточной стенки, пл — пластинчатый слой стенки гетероцисты, гс — гомогенный слой стенки гетероцисты, фс — фибриллярный слой стенки гетероцисты, мп — микроплазмодесмы, п — пора гетероцисты, с — септа гетероцисты, пр — пробка, замыкающая канал поры гетероцисты, м — мембрана гетероцисты, нд — рассеянные нити ДНК, р — рибосомы, вк — вегетативная клетка, ГЦ — гетероциста

определенному давлению цилиндрические части газовых везикул спадаются, при этом конические шапочки могут отламываться. Химический анализ изолированных газовых везикул показал, что их мембраны отличаются от типичной элементарной мембраны отсутствием липидов. Мембраны газовых везикул состоят только из белков.

Клетки синезеленых водорослей делятся таким образом, что на боковой стенке их возникает кольцевая складка, образованная цитоплазматической мембраной и внутренними (L_1 и L_2) слоями клеточной стенки. Разрастаясь в центростремительном направлении, эта складка смыкается наподобие ирисовой диафрагмы микроскопа, формируя поперечную перегородку — септу, перерезающую тилакоиды и содержимое клетки. Перед клеточным делением количество ДНК удваивается, но по мере деления клетки удвоенное количество ДНК разделяется пополам.

У одних нитчатых синезеленых водорослей все клетки нити одинаковы — это гомотитные талломы; у других нити состоят из вегетативных клеток и гетероцист, нередко наблюдаются и споры

(акинеты) — это гетероцитные формы. Гетероцисты и споры — специализированные клетки, которые образуются путем дифференцировки вегетативных клеток. Один из наиболее четких признаков гетероцист, даже при наблюдении в оптическом микроскопе, — их сильно утолщенные стенки (рис. 27). Клеточные стенки гетероцист, как и вегетативных клеток, состоят из слоев L_1 — L_4 , но снаружи от них развиваются еще три специальных слоя стенки гетероцист. Непосредственно снаружи от клеточной стенки располагается пластинчатый слой, особенно толстый у глубокой перетяжки между гетероцистой и соседней вегетативной клеткой, где имеется поровый канал — «пора», пересеченная септой, пронизанной микроплазмодесмами, посредством которых осуществляется контакт между гетероцистой и вегетативной клеткой. Снаружи от пластинчатого слоя находится гомогенный слой, который без резкой границы переходит в самый наружный фибриллярный слой. Благодаря толстой обертке, образующейся снаружи от клеточной оболочки, гетероцисты выдерживают механические воздействия, разрушающие тонкостенные вегетативные клетки.

Другой (помимо толстых оболочек) признак зрелых гетероцист, легко наблюдаемый в оптический микроскоп,—гомогенное клеточное содержимое благодаря отсутствию гранулярных включений, характерных для вегетативных клеток. Ни волютина, ни цианофициновых зерен в полностью развитых гетероцистах нет. Единственные гранулярные структуры, которые можно различить на электронных микрофотографиях зрелых гетероцист,—рибосомы. Наконец, дифференцировка гетероцист сопровождается реорганизацией мембранной системы клетки: тилакоиды разрушают-

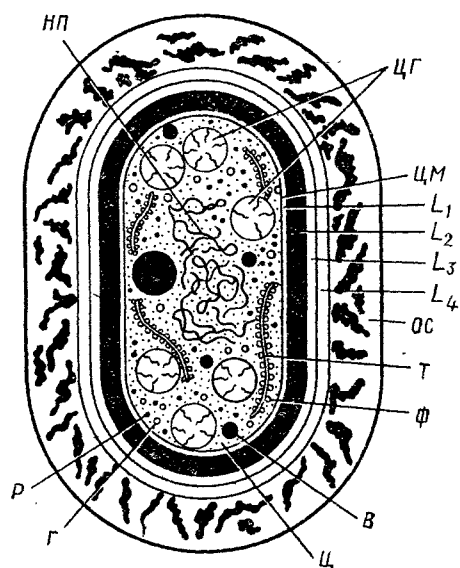


Рис. 28. Схема строения споры (акинеты) синезеленых водорослей:

цм — цитоплазматическая мембрана, L_1 — L_4 — слои клеточной стенки, ос — обертка споры, т — тилакоиды, ф — фикобилисомы, ц — цитоплазма, нп — нуклеоплазма с нитями ДНК, р — рибосомы, г — гликоген, цг — цианофициновые гранулы, в — волютин

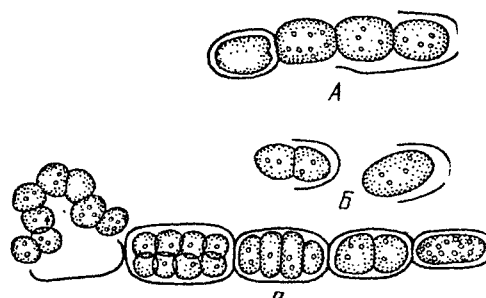


Рис. 29. Прорастание спор: А — анабена; Б, В — разные виды ностока

ся, и формируются новые плотно упакованные мембраны. Реорганизация мембранной системы сопряжена и с изменениями в пигментном составе: в гетероцистах можно обнаружить хлорофилл и каротиноиды, но почти нет фикоцианина, аллофикоцианина и фикоэритрина (пигментов, принимающих участие в реакциях выделения кислорода при фотосинтезе).

Фибриллы ДНК, в вегетативных клетках обычно сконцентрированные в нуклеоплазме (центроплазме), в гетероцистах рассеяны по всей цитоплазме.

Относительно роли гетероцист высказывались разные предположения. У гетероцистных форм распад нитей на отдельные участки (гормогонии), из которых развиваются новые талломы, обычно происходит по гетероцистам, соответственно им приписывалась известная роль в вегетативном размножении. Наблюдаемые иногда случаи деления содержимого гетероцист связывались с их первоначальной (впоследствии утраченной) ролью как клеток, служащих для размножения. Согласно последним данным в гетероцистах происходит процесс фиксации атмосферного азота в аэробных условиях.

Другими специализированными клетками, которые также образуются путем дифференцировки вегетативных клеток, являются споры — акинеты (рис. 28). Обычно это более крупные, чем вегетативные, клетки, толстостенные, причем споровый покров окружает спору полностью в отличие от гетероцист, которые через поровый канал сохраняют контакт с соседними вегетативными клетками. При дифференцировке спор из вегетативных клеток заметно утолщается L_2 (мурейновый слой), и, кроме того, снаружки от клеточной стенки образуется широкая обертка. В отличие от гетероцист зрелые споры переполнены запасными гранулярными включениями, особенно цианофициновыми зернами. Расположение и структура тилакоидов в спорах те же, что и в вегетативных клетках. Содержание ДНК в спорах заметно возрастает иногда в 20—30 раз по сравнению с содержанием ее в вегетативных клетках.

Споры могут выдерживать высыхание и затем прорастают каждая в новую особь, освобождающуюся через разрыв стенки (рис. 29).

Половой процесс у синезеленых водорослей не наблюдался.

Размножение одноклеточных и колониальных форм осуществляется путем деления клеток пополам, у некоторых — посредством мелких клеток — гонидий, образующихся или внутри материнской клетки — эндоспор, или отшнуровывающихся от верхушки материнской клетки — экзоспор. Подавляющее большинство нитчатых синезеленых водорослей размножается с помощью гормогониев, которые получают при распаде нити на отдельные участки. После некоторого периода движения, связанного с выделением слизи, гормогонии прорастают в новые нити. Многие нитчатые (гетероцитные) синезеленые водоросли образуют споры (акинеты).

Синезеленые водоросли подразделяют на три класса: хроококковые (Chroococcophyceae), хамесифоновые (Chamaesiphonophyceae) и гормогониевые (Hormogoniophyceae).

КЛАСС ХРООКОККОВЫЕ — CHROOCOCCOPHYCEAE

Объединяет колониальные, реже одноклеточные формы, причем клетки, как правило, не дифференцированы на основание и вершину. Размножение — делением клеток пополам. Если клетки после деления не расходятся, то обычно возникают слизистые колонии, форма которых определяется как формой самих клеток, так и способом их деления: во многих направлениях или только в двух. В первом случае возникают объемные колонии, во втором — плоские, пластинчатые.

Род микроцистис *Microcystis*, широко распространенный в пресноводном планктоне, где, развиваясь в массе, вызывает «цветение воды», характеризуется объемными сферическими или неправильной формы слизистыми колониями, образованными шаровидными клетками, делящимися по всем направлениям (рис. 30). Виды микроцистис — важнейшие продуценты органического вещества в озерах, прудах — отличный корм для микрофауны. Однако некоторые виды, например *M. toxica* из Южной Африки, токсичны для животных.

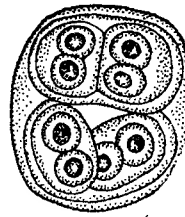
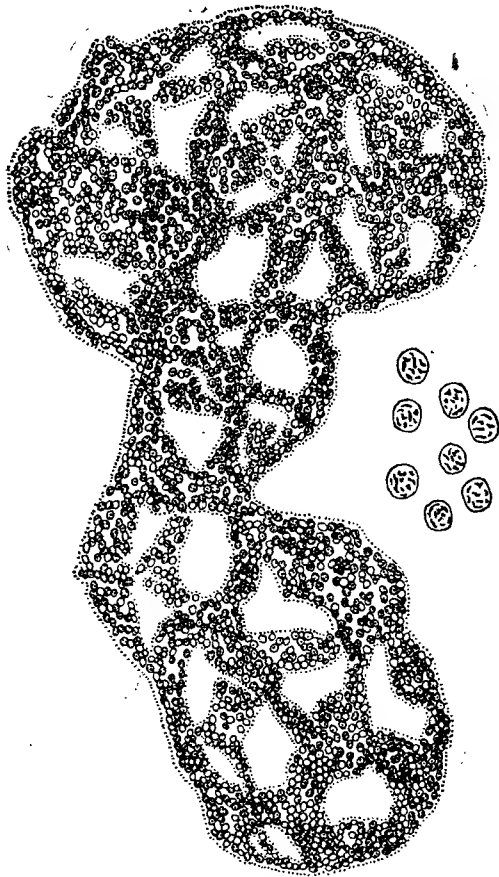


Рис. 31. *Gloeocapsa*. Общий вид колонии

Рис. 30. *Microcystis*. Общий вид колонии и отдельные клетки

Род глеокапса (*Gloeocapsa*, рис. 31) характеризуется обычно шаровидными клетками. При делении клеток ослизняющиеся стенки материнских клеток сохраняются вокруг дочерних клеток, вырабатывающих свои собственные, также ослизняющиеся стенки. В результате ряда таких делений возникает сложная система вставленных друг в друга слизистых оболочек или слизистых пузырей, заключающих клетки. Одни виды глеокапсы (обычно с бесцветной слизью) распространены в воде, другие (преимущественно с окрашенной в ярко-красный, желтый, фиолетовый и другие цвета слизью) — на суше: на влажных камнях, стенах, скалах, образуя на них налеты и корочки.

Род мёрисмопедия (*Merismopedia*) обитает в пресных водах в планктоне и среди других водорослей. Представлен плоскими в виде табличек колониями (рис. 32), образованными шаровидными клетками, делящимися в двух направлениях.

КЛАСС ХАМЕСИФОНОВЫЕ — CHAMAESIPHONOPHYCEAE

Сюда относятся эпифитные одноклеточные водоросли, дифференцированные на вершину и основание, которым они прикрепляются к субстрату, а также нитчатые формы, сложенные из изолированных толстостенных клеток. Размножение посредством эндоспор и экзоспор.

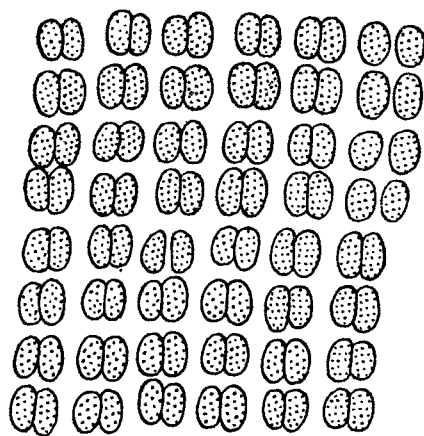


Рис. 32. *Merismopedia*. Общий вид колонии

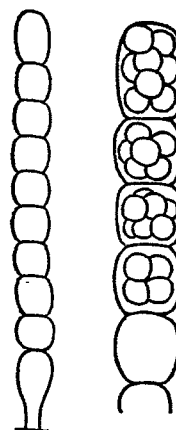


Рис. 34. *Pascherinema* (*Endonema*). Эндоспорообразование

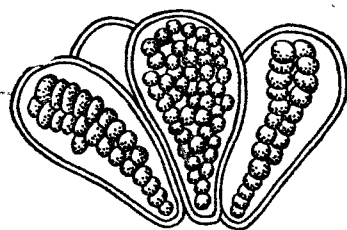


Рис. 33. *Dermocarpa*. Образование эндоспор



Рис. 35. *Chamaesiphon*. Образование экзоспор

Первые наблюдаются у встречающегося как в пресной, так и в морской воде рода дермокарпа (*Dermocarpa*, рис. 33), представленного шаровидными, яйцевидными или булавовидными клетками, часто растущими группами. Эндоспоры образуются при делении протопласта материнской клетки в трех направлениях в количестве от четырех до многих и освобождаются через разрыв стенки на верхушке материнской клетки или при ослизнении всей ее стенки. Эндоспоры формируются и у нитчатых представителей этого класса, например у рода пашеринема (*Pascherinema-Endonema*, рис. 34).

Посредством экзоспор размножаются широко распространенные в пресных водах представители рода хамесифон (*Chamaesiphon*, рис. 35). Клетки эллиптические, грушевидные или пальцеобразные, прикрепленные к субстрату основанием; отшнуровывают на вершине мелкие сферические экзоспоры, обычно отпадающие по мере образования.

КЛАСС ГОРМОГОНИЕВЫЕ — HORMOGONIOPHYCEAE

Нитчатые синезеленые водоросли, у которых протопласты соседних клеток сообщаются посредством плазмодесм. Размножаются гормогониями, у многих известны споры. Из входящих сюда порядков рассмот-

рим осцилляториевые (*Oscillatoriales*), ностоковые (*Nostocales*) и стигонемовые (*Stigonematales*).

Порядок осцилляториевые — *Oscillatoriales*

Порядок объединяет нитчатые гомоцитные формы. Представителем может служить род осциллятория (*Oscillatoria*). Его виды часто образуют сине-зеленые пленки, покрывающие влажную землю, подводные предметы, или плавают в виде толстых кожистых лепешек на поверхности стоячих водоемов. Длинные нити осциллятории сложены из цилиндрических клеток, совершенно одинаковых, за исключением верхушечных, которые по форме могут несколько отличаться от остальных

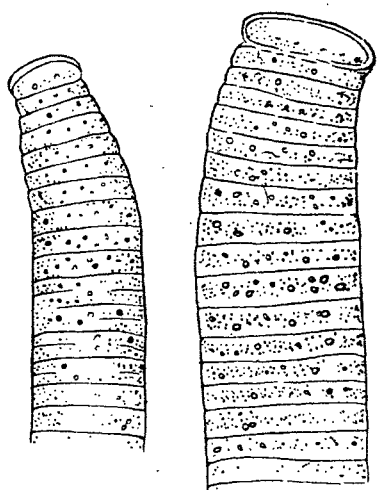


Рис. 36. *Oscillatoria*. Общий вид нити

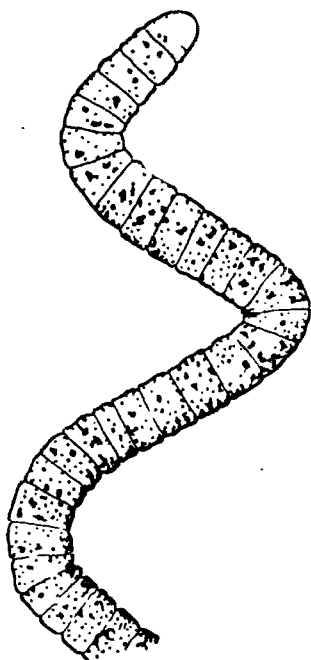


Рис. 37. *Spirulina*. Общий вид нити

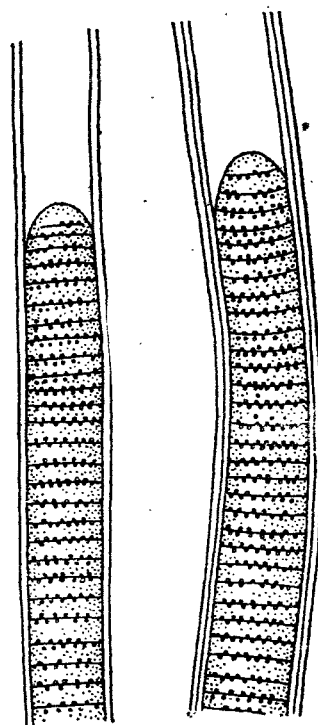


Рис. 38. *Lyngbya*. Общий вид нити

(рис. 36). Рост происходит в результате поперечных делений клеток. Нити обнаруживают своеобразное колебательное (осцилляторное) движение, сопровождающееся вращением нити вокруг собственной оси и ее поступательным движением. Размножение подвижными гормогониями, которые прорастают в новые нити.

Распространенный в планктоне тропических морей род триходесмиум (*Trichodesmium*) отличается от осциллятории тем, что расположенные параллельно нити соединены в пучки. Очень близок к осциллятории и род спиролина (*Spirulina*), нити которой скручены в правильную спираль (рис. 37). Некоторые виды спиролины, например

S. maxima, содержат много протеинов (60—68 % от сухой массы) и с давних времен используются в пищу населением некоторых районов Африки. В последние годы в ряде стран, в том числе и в СССР, стали заниматься вопросами массового культивирования видов спироулины. У рода лингбия (*Lyngbya*) нити такого же строения, что и у осциллятории, окружены хорошо заметным мощным чехлом или влагалищем (рис. 38).

Порядок ностоковые — Nostocales

Порядок объединяет гормогониевые водоросли с гетероцитными неразветвленными нитями или нитями с так называемым ложным ветвлением. Представителями служат следующие роды.

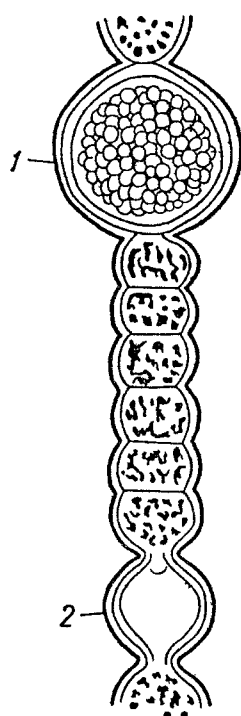


Рис. 39. *Anabaena*. Общий вид нити:
1 — спора,
2 — гетероциста

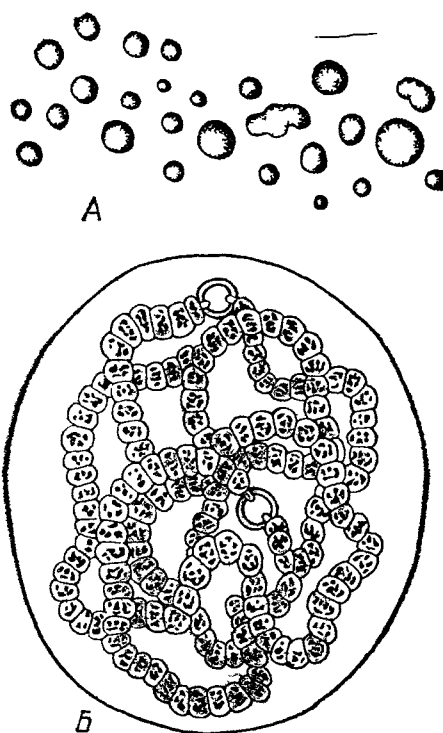


Рис. 40. *Nostoc kihlmani*. А — колония в натуральную величину, Б — молодая колония (большое увеличение)

Род анабена (*Anabaena*) представлен обычно одиночными или собранными в неправильные скопления нитями. Нити симметричные, одинаковой ширины на всем протяжении, состоят из округлых или бочонкообразных вегетативных клеток с промежуточными (интеркалярными) гетероцистами (рис. 39). Нити прямые или изогнутые. Виды анабены встречаются как в бентосе (придонные), так и в планктоне. У планктонных видов клетки содержат множество газовых вакуолей. Размножение гормогониями, на которые нити распадаются большей

частью по гетероцистам. Гормогонии растут только за счет поперечных делений клеток. Большинство видов имеет споры, обычно резко отличающиеся по форме и размерам от вегетативных клеток (рис. 39). У ряда видов (*A. cylindrica*, *A. oryzae*, *A. variabilis* и пр.) доказана способность к фиксации атмосферного азота.

У близкого к анабене рода афанизоменон (*Aphanizomenon*) нити обычно собраны в пучки или чешуйки, видимые невооруженным глазом. Развиваясь в массе в планктоне, вызывает «цветение» воды. Как и микроцистис, представляет собой важный продуцент органического вещества в водоемах. В прудовом хозяйстве развитие афанизоменона искусственно стимулируют добавлением в воду калийных и фосфорных удобрений.

Род носток (*Nostoc*) характеризуется слизистыми или студенистыми колониями разных размеров и формы: от микроскопически мелких до крупных, достигающих величины сливы; от сферических или эллипсоидальных до неправильно распростертых и нитевидных. Слизь разной консистенции, содержит массу извитых нитей или беспорядочно перепутанных, или расходящихся более или менее радиально из центра колонии (рис. 40). Нити похожи на нити анабены: наряду с вегетативными клетками содержат интеркалярные гетероцисты. Размножение — посредством гормогониев, которые возникают в результате распада нитей по гетероцистам (при этом гетероцисты отмирают и выпадают) на совершенно прямые участки. Образование гормогониев сопровождается также внутриклеточными перестройками, которые внешне выражаются в том, что в большинстве случаев изменяются размеры и форма клеток. Очень часто у бентосных форм, в вегетативном состоянии лишенных газовых вакуолей, эти вакуоли появляются в клетках гормогониев. Гормогонии приобретают подвижность и покидают материнскую колонию, слизь которой к этому времени расплывается (рис. 41, А—Г), а если колония покрыта плотным наружным слоем — перидермом, то этот слой разрывается (см. рис. 43, 2). Гормогонии обычно служат и для распространения вида, так как обладают скользящим движением, и благодаря развитию в клетках газовых вакуолей — лучшей плавучестью. После некоторого периода движения первоначально прямые гормогонии останавливаются, теряют газовые вакуоли (у бентосных видов) и прорастают в спирально извитые нити (рис. 41, Д). При этом клетки гормогония делятся или косыми (рис. 41, Д; 42, Г), или продольными перегородками (рис. 42, Б). Во втором случае сначала возникает двухрядная нить, а затем при разъединении определенных клеток этой нити формируется уже зигзагообразная нить, свойственная ностокам (рис. 42, В). Обычно конечные клетки молодой нити превращаются в гетероцисты, выделяется обильная слизь (рис. 41, Е) и таким образом возникает молодая колония, в которой нити дальше растут только за счет поперечных делений клеток. Помимо образования гормогониев у многих ностоков развиваются споры, обычно мало отличающиеся по форме и размерам от вегетативных клеток. Сферические ностоки нередко размножаются почкованием колоний (рис. 43, 5, 6). Самый крупный сферический носток — сливовидный (*Nostoc pruniforme*), в огромных количествах развивающийся в наших северных водоемах, а также

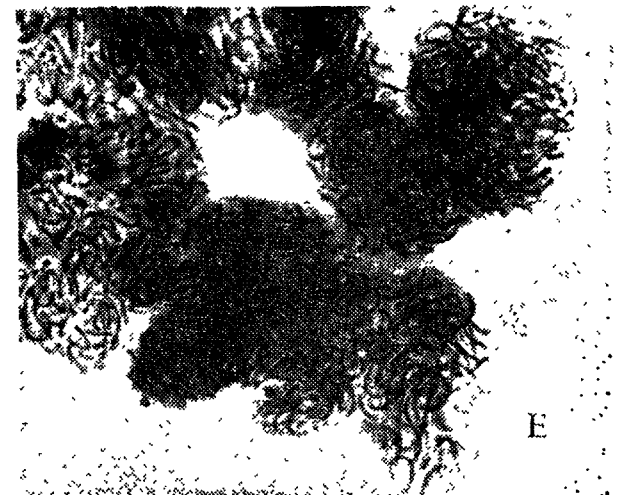
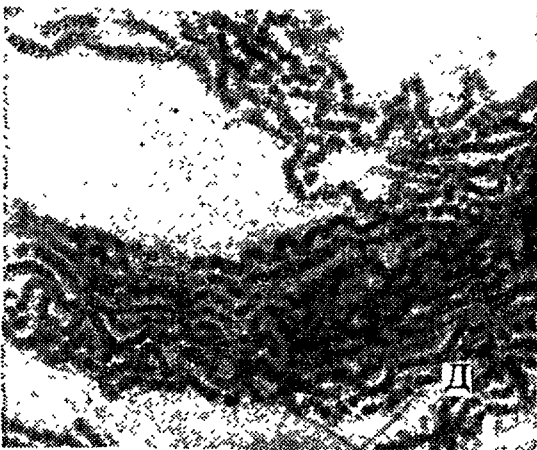
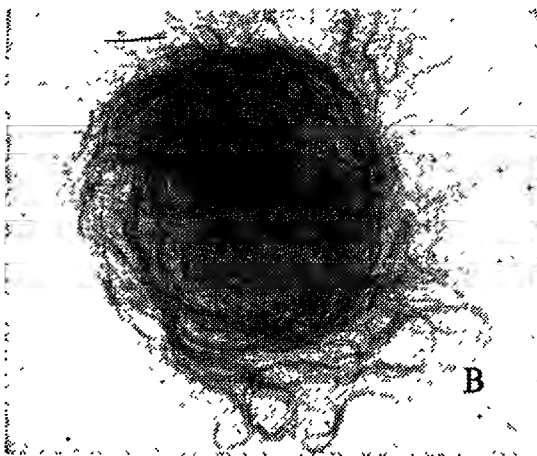
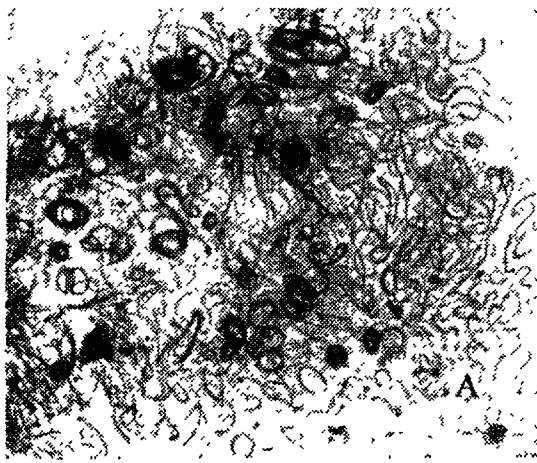


Рис. 41. Размножение ностока посредством гормогониев. *Nostoc punctiforme*. А — в расплывшейся слизи колонии видны разматывающиеся нити, клетки которых еще до распада на гормогонии содержат газовые вакуоли ($\times 62$); Б — нити с клетками, заполненными газовыми вакуолями, распадаются по гетероцистам на гормогонии, в слизи еще

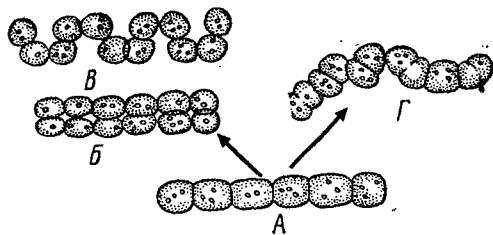


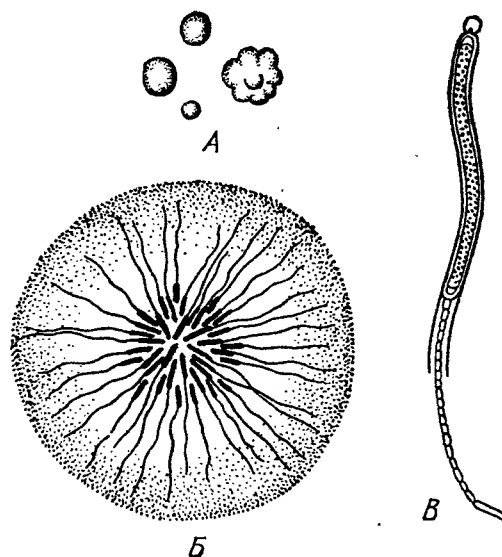
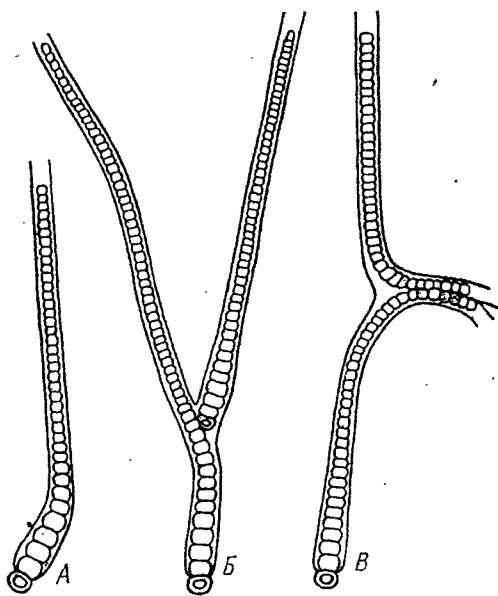
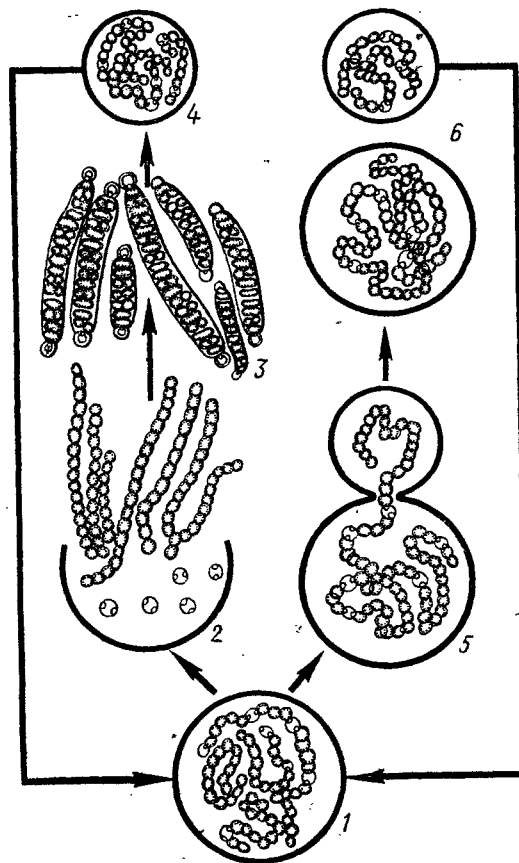
Рис. 42. Развитие из гормогония (А) извитых нитей ностока (В, Г) в результате продольных (Б) или косых (Г) делений клеток

Рис. 43. Схема размножения сферического ностока посредством вторичных (образующихся из вегетативных нитей) гормогониев (слева) и почкованием колоний (справа):

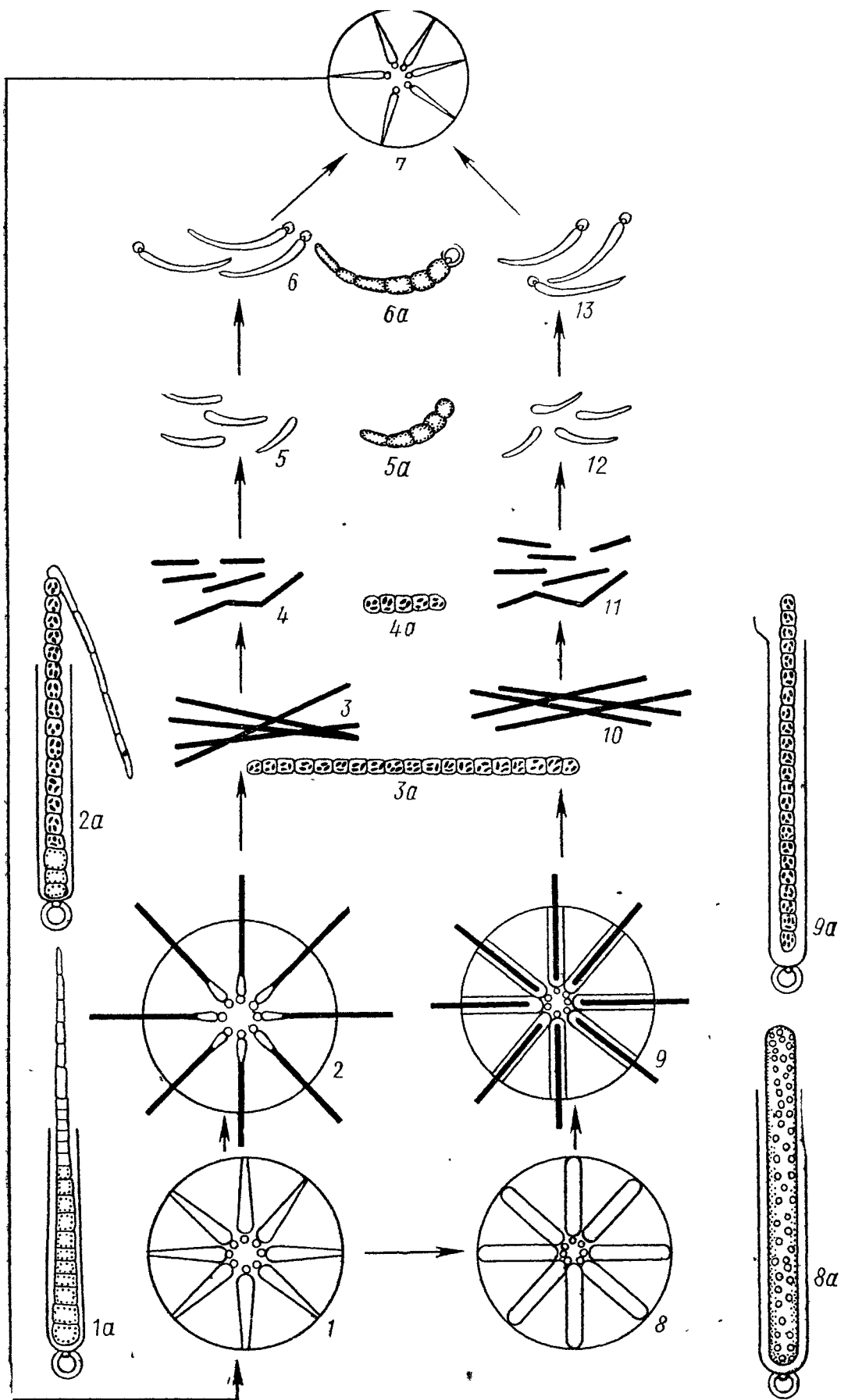
1 — зрелая колония, 2 — выход вторичных гормогониев из разорвавшегося перидерма материнской колонии, 3 — проростки гормогониев, 4 — молодая колония, получившаяся из одного проростка, 5 — почкующаяся из одного проростка, 6 — две колонии, возникшие в результате почкования

Рис. 44. *Calothrix*. А — общий вид нити, Б, В — ложное ветвление: одиночное (Б) и двойное (В)

Рис. 45. *Gloeotrichia*. А — колонии; Б — колония в разрезе (видны отдельные нити со зрелой спорой); В — отдельная нить



видны отдельно лежащие гетероцисты ($\times 200$); В и Г — «косы» черных от газовых вакуолей гормогониев, выползающих из колонии на поверхность агар; Д — извитые в результате косых делений клеток гормогонии ($\times 200$); Е — образовавшиеся из гормогониев молодые колонии после выделения слизи ($\times 100$)



носток с колониями в виде слизистых тяжей, в которых нити расположены более или менее параллельными рядами (*N. flagelliforme*), съедобны. Последний вид, растущий в пустынях и высокогорных областях, употребляется как лакомство. Ностоки способны фиксировать атмосферный азот.

У ряда других ностоковых нити асимметричны. Например, у рода калотрикс (*Calothrix*) нити бичевидные: на расширенном конце дифференцируется базальная гетероциста (рис. 44, А), противоположный конец утончается и часто заканчивается многоклеточным волоском из отмерших клеток. Нить одета чехлом и может ветвиться. Ветвление ложное и заключается в том, что на протяжении нити в результате отмирания промежуточной клетки происходит разрыв (рис. 44, Б, В). Расположенный ниже разрыва участок, прорывая чехол, продолжает расти вбок, образуя ветвь. Конечная клетка верхнего фрагмента может превратиться в базальную гетероцисту (рис. 44, Б) или же базальный конец верхнего фрагмента может дать вторую боковую ложную ветвь (рис. 44, В). В первом случае ложное ветвление одиночное, во втором — двойное.

У родов ривулярия (*Rivularia*) и глеотрихия (*Gloeotrichia*) талломы, как и у ностока, студенистые. Нити асимметричные, как у калотрикса, окружены общей слизью и расходятся из центра по радиусам. К центру колонии обращены расширенные концы с базальной гетероцистой, к периферии — волоски (рис. 45). Размножение калотрикса, ривулярии и глеотрихии — посредством гормогониев: при этом волоски сбрасываются и в образовании гормогония участвуют нижерасположенные клетки, за исключением нескольких базальных. Как и у ностоков, формирование гормогониев сопряжено с изменениями размеров и формы клеток, часто появляются газовые вакуоли. Гормогонии прямые и симметричные, отделяются от основания нити в результате отмирания промежуточной клетки и после некоторого периода движения останавливаются, прорастая в асимметричные нити. При этом на одном конце их клетка превращается в базальную гетероцисту, а на противоположном конце клетки вытягиваются в волосок. У колониальных форм, например у глеотрихии, гормогонии, как правило, собраны в пучки помногу, и молодая колония формируется за счет прорастания многих гормогониев: вокруг развивающихся в асимметричные нити гормогониев выделяется обильная слизь, в которой молодые нити располагаются по радиусам.

Рис. 46. Схема размножения *Gloeotrichia pisum* посредством вторичных гормогониев (слева) и спор (справа):

1 — вегетативная колония, 1а — отдельная асимметричная нить из вегетативной колонии, 2, 2а — формирование вторичных гормогониев (черных от газовых вакуолей) из вегетативных нитей, 3, 3а — гормогонии, клетки которых переполнены газовыми вакуолями, 4, 4а, 11 — фрагменты, на которые распадаются длинные гормогонии — вторичные и первичные (спорогормогонии), 5, 5а, 12 — развитие фрагментов в асимметричные гомоцитные нити, 6, 6а, 13 — дифференцировка терминальной гетероцисты, 7 — молодая колония, сформировавшаяся из асимметричных гетероцитных нитей, 8 — колония, в слизи которой остались только споры, 8а — отдельная спора, 9, 9а — прорастание спор с образованием многоклеточного первичного гормогония — спорогормогония, 10 — спорогормогонии, черные от газовых вакуолей. Дальнейшее развитие спорогормогониев совершенно такое же, как и вторичных гормогониев, возникающих из вегетативных нитей

У ривулярии споры отсутствуют. У некоторых видов калотрикса и у всех видов глеотрихии имеются споры. У глеотрихии длинная спора с зернистым содержимым образуется за счет слияния нескольких клеток, расположенных над базальной гетероцистой. К концу вегетационного периода все нити в колонии образуют споры, вегетативные клетки отмирают и в слизи остаются только споры, у шаровидных видов (например, у *G. pisum*) расходящиеся из центра колонии по радиусам (рис. 46). При помещении таких колоний в благоприятные условия споры более или менее одновременно прорастают. Содержимое их делится с образованием длинных симметричных многоклеточных нитей — спорогормогониев или первичных гормогониев, в клетках которых обычно появляются обильные газовые вакуоли (рис. 46, 9, 9a). Стенка на верхушке споры разрывается, и спорогормогонии, плотность которых меньше, чем у воды (из-за газовых вакуолей), всплывают на поверхность воды обычно соединенные пучками, где и претерпевают дальнейшее развитие, подобное развитию гормогониев (вторичных), образующихся из взрослых вегетативных колоний. Схематически цикл развития *G. pisum* представлен на рис. 46.

Порядок стигонемовые — Stigonematales

Для представителей характерны гетероцитные нити с настоящим ветвлением. Примерами могут служить роды стигонема (*Stigonema*) и мастигокладус (*Mastigocladus*). Нити стигонемы обладают верхушеч-

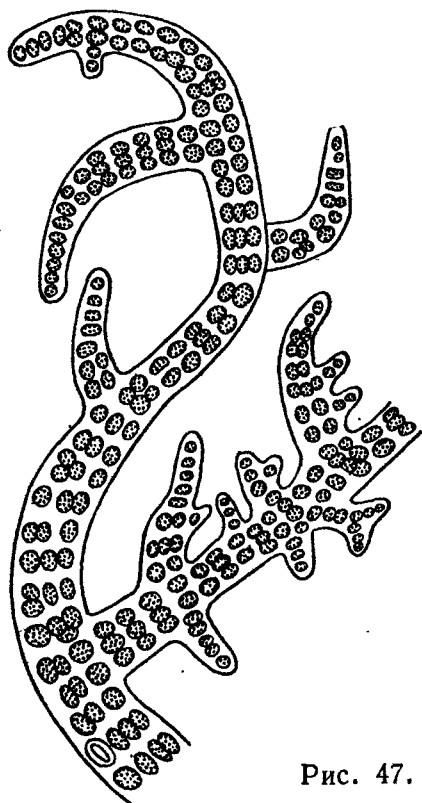


Рис. 47. *Stigonema*

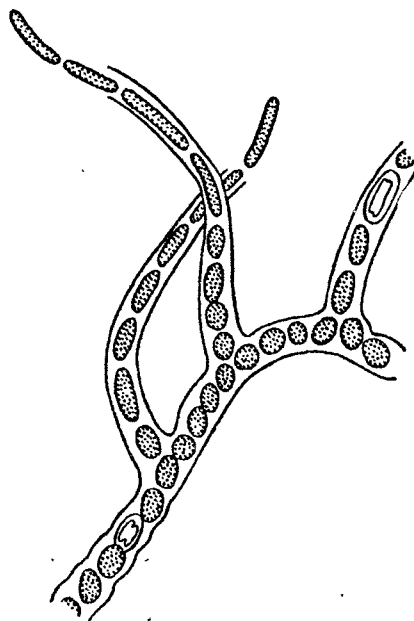


Рис. 48. *Mastigocladus laminosus*

ным ростом. На некотором расстоянии от верхушки ветвей клетки претерпевают продольные деления, и нить становится многорядной (рис. 47). Мастигокладус с единственным видом *M. laminosus* имеет сложный ветвящийся гетероцитный таллом. Представляет собой типичную термальную водоросль, распространенную по всему свету (рис. 48).

* * *

Особенность индивидуального развития гормогониевых водорослей заключается в том, что в ходе развития из гормогониев взрослых особей они проходят ряд неодинаковых морфологических стадий, или статусов, сходных со зрелыми особями других родов. Так, все гормогониевые водоросли в состоянии гормогониев отвечают признакам рода осциллятория (симметричная гомоцитная нить). При дальнейшем развитии разные роды различаются по статусам, и число последних тем больше, чем сложнее организация таллома данного рода, чем больше имеется разных морфологических признаков, формирующихся независимо друг от друга. Так, если у рода осциллятория весь жизненный цикл сведен к одному состоянию (осцилляториеподобному), то у рода лингбия к статусу осцилляториеподобному прибавляется еще статус лингбиеподобный, для которого характерен толстый чехол вокруг гомоцитной нити. У рода калотрикс наблюдаются состояния осцилляториеподобное (гормогонии) и калотриксopodobное (зрелые особи с асимметричными гетероцитными нитями). У рода ривулярия в жизненном цикле уже три состояния: осцилляториеподобное, калотриксopodobное и ривуляриеподобное, а у рода глеотрихия — четыре: осцилляториеподобное, калотриксopodobное, ривуляриеподобное и глеотрихиейподобное — взрослый таллом со спорами (табл. 3).

Таблица 3. Состояния индивидов разных родов гормогониевых водорослей

Роды	Состояния индивидов				
	осцилляторие- подобное	лингбиепо- добное	калотрикс- подобное	ривулярие- подобное	глеотрихией- подобное
<i>Oscillatoria</i>					—
<i>Lyngbya</i>					
<i>Calothrix</i>					
<i>Rivularia</i>					
<i>Gloeotrichia</i>					

Наконец, у мастигокладуса, имеющего сложный гетероцитный таллом с дифференцировкой вегетативных клеток, различающихся по форме в разных частях таллома с разными типами ветвления (истинного, ложного), удастся установить в жизненном цикле уже десять статусов.

На разных морфологических стадиях (или статусах) гормогониевые водоросли могут задерживать свое развитие, длительно существовать в таком состоянии и даже размножаться посредством гормогониев.

* * *

Относительно связей синезеленых водорослей с другими отделами низших растений говорилось выше. По строению клетки и химизму клеточной оболочки синезеленые водоросли, несомненно, близки к бактериям. Содержание же в клетках хлорофилла «а» сближает их с эукариотными водорослями, в первую очередь с красными, имеющими сходные с синезелеными дополнительные пигменты, локализованные в форме фикобилисом на поверхности одиночно расположенных тилакоидов. И в той и в другой группе отсутствуют жгутиковые стадии. Однако если обе эти группы и имеют общих предков, то очень отдаленных, о которых трудно составить какое-нибудь представление. Синезеленые водоросли — очень древние, гораздо более древние, чем красные, их находки известны из докембрийских отложений. К этому периоду относятся уже находки как безгетероцистных форм, так и форм с гетероцистами. Начиная с палеогена в пресноводных отложениях синезеленые водоросли представлены уже современными родами. Таким образом, синезеленые водоросли, достигнув высокой степени дифференциации еще в далекие геологические времена, с тех пор эволюционировали сравнительно мало и дошли до наших дней, не претерпев заметных морфологических изменений.

По-видимому, первичные синезеленые водоросли были представлены одноклеточными, не одетыми оболочками формами, от которых в самостоятельных направлениях эволюционировали хамецифоновые и хроококковые. Между этими группами прямых родственных связей нет. От хроококковых в результате неполного (незавершенного) деле-

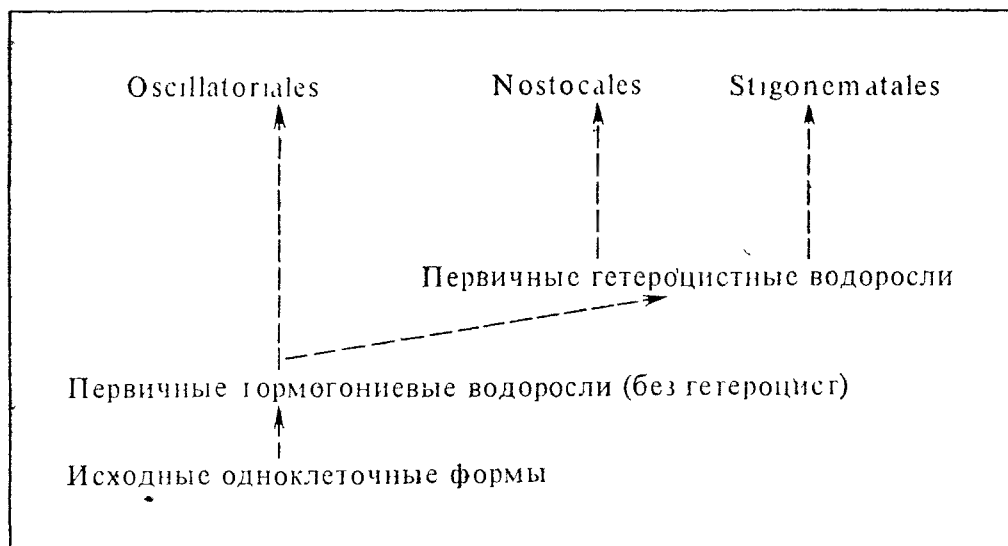


Рис. 49. Схематическое изображение вероятных путей эволюции основных групп гормогониевых водорослей

ния клеток могли возникнуть первичные осцилляториеподобные гомоцитные формы, от которых эволюция пошла по трем основным путям: один из них привел к становлению современных осцилляториевых водорослей, два других, направленных в сторону разделения функций между клетками первичного нитчатого таллома, — к современным ностоковым и стигонемовым водорослям. Схематически эволюция основных групп гормогониевых водорослей представлена на рис. 49. Приведенная (кажущаяся нам наиболее вероятной) концепция эволюции гормогониевых водорослей — не единственная, имеются и другие взгляды; в частности, некоторые авторы выводят гормогониевые водоросли от хамесифоновых.

* * *

Распространены синезеленые водоросли повсеместно, растут там, где не могут произрастать никакие другие растения и первыми заселяют вновь образующиеся поверхности Земли, например вулканические острова. Большинство синезеленых обитают в пресных водах, меньше — в море. В планктоне прудов, озер, медленно текущих рек виды родов микроцистис, анабена, афанизоменон, глеотрихия часто вызывают «цветение» воды. Планктонные виды обычно имеют в клетках газовые вакуоли, благодаря чему всплывают на поверхность воды. *Trichodesmium erythraeum* (от избытка фикоэритрина красного цвета) вызывает «цветение» воды в Красном море, что и послужило причиной для названия этого моря.

Многие синезеленые водоросли развиваются вне воды, например на почве полупустынь юго-востока СССР (главным образом ностоки), на скалах во влажных тропиках (глеокапса, сцитонема). Среди них широко распространен симбиоз: представители ряда родов представляют собой гонидии (фикобионты) лишайников (носток, стигонема, сцитонема, калотрикс), живут в корнях высших растений, являются внутриклеточными симбионтами некоторых жгутиковых, корненожек и др.

Синезеленые водоросли имеют большое значение в жизни человека, как положительное (азотфиксация, съедобные), так и отрицательное (токсичные, возбудители «цветения» воды, которые при отмирании портят воду и могут вызвать массовое отмирание — замор рыбного населения водоема).

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — RHODOPHYTA

В хроматофорах красных водорослей помимо хлорофиллов («a» и «d», но не «b») и каротиноидов (β-каротин, зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин) содержится еще ряд воднорастворимых пигментов — фикобилинов: фикоэритрины красного цвета, фикоцианины и аллофикоцианин синего цвета. От соотношения пигментов зависит окраска таллома, варьирующая от малиново-красной (преоб-

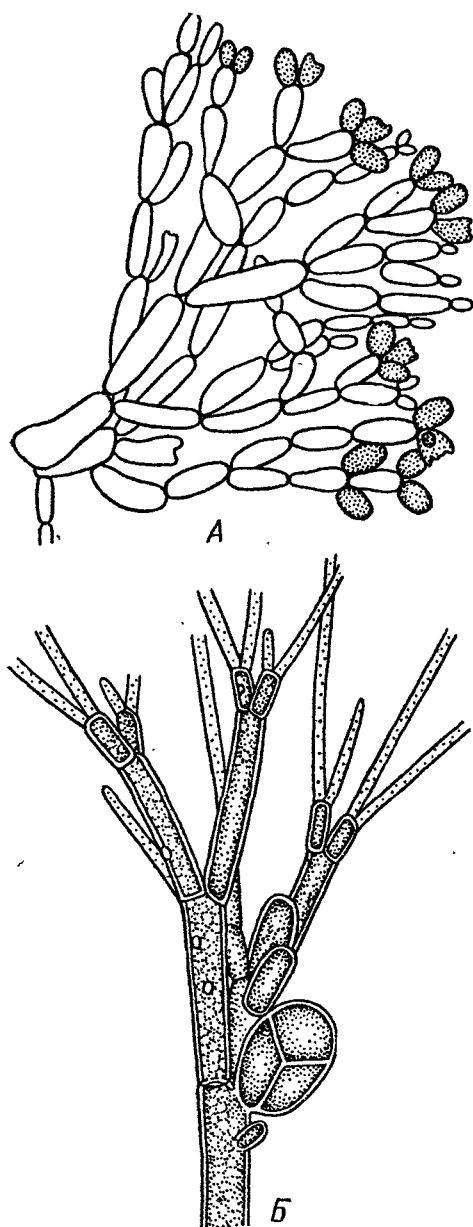


Рис. 50. А — *Chantrelaria* с моноспорами; Б — *Callithamnion* с тетраспорами, нижний с тетраспорами (из них видны только три), два верхних тетраспорангия молодые (до образования спор)

ладание фикоэритрина) до голубоватостальной (при избытке фикоцианина). Хлоропласты одеты оболочкой из двух мембран («хлоропластной эндоплазматической сети» нет) и содержат одиночные тилакоиды, на поверхности которых локализованы фикобилисомы. Генофор рассеянный. Периферические тилакоиды в одних случаях отсутствуют (у более примитивных форм со звездчатыми или сильнолопастными хромофорами с пиреноидами), в других (у более высокоорганизованных красных водорослей с дисковидными хлоропластами без пиреноидов) — имеются. Запасной продукт — полисахарид «багрянковый крахмал», от юда приобретающий буро-красный цвет. Зерна багрянкового крахмала откладываются в цитоплазме всегда вне связи с пиреноидами и хромофорами. Для жизненного цикла характерно полное отсутствие жгутиковых стадий и особая форма оогамного полового процесса. Как и бурые, красные водоросли почти исключительно морские.

Строение таллома красных водорослей довольно простое: известны даже одноклеточные коккоидные формы (порфиридиум), у многих талломы гетеротрихальные и в виде разветвленных нитей, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов. Однако подавляющее большинство имеет псевдопаренхиматозные талломы, возникающие за счет переплетения боковых ветвей либо одной оси, неограниченно нарастающей с помощью верхушечной клетки, либо многих таких осей; в первом случае говорят об одноосевом строении, во втором — о многоосевом, или мультиосевом. Пластинчатые талломы истинно паренхиматозного строения, получающиеся в результате как попереч-

ных, так и продольных делений клеток, встречаются среди красных водорослей редко (порфира).

Клетка красных водорослей одета оболочкой, пектиновые и гемицеллюлозные компоненты которой сильно набухают и часто сливаются в общую слизь мягкой или хрящеватой консистенции, заключающую протопласты. Нередко в стенках откладывается известь. При делении клеток у большинства красных водорослей (класс флоридей) в стен-

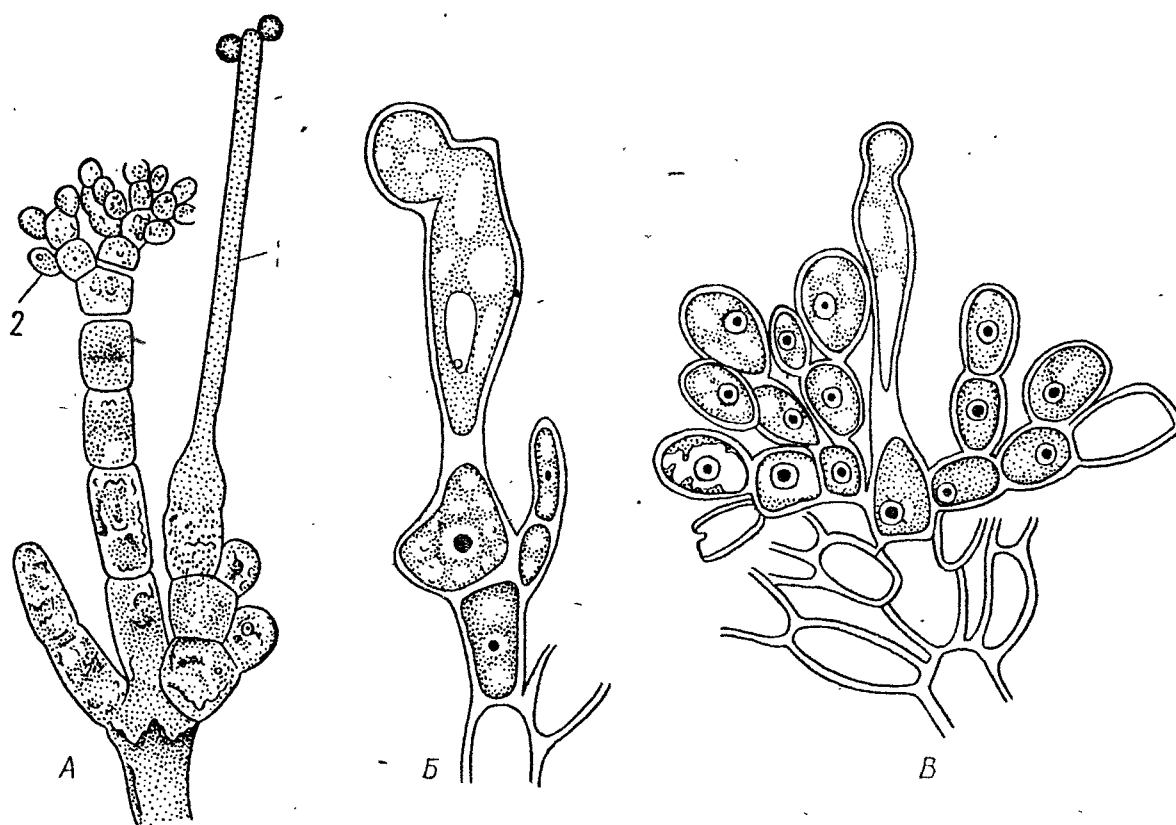


Рис. 51. А — *Nemalion*, ветвь с карпогоном (1) и антеридиями (2); Б — *Batrachospermum*, оплодотворенный карпогон; В — развитие карпоспор у *Batrachospermum*

ках остаются неутолщенные места — первичные поры, обычно отсутствующие у более примитивных красных водорослей (класс бангиевые). Клетки одно- и многоядерные, хроматофоры, как правило, парietальные, многочисленны, в виде зерен или пластинок. У бангиевых встречаются звездчатые хроматофоры с центральными пиреноидами.

Бесполое размножение осуществляется посредством неподвижных клеток, развивающихся из содержимого спорангия в числе одной — тогда их называют моноспорами или четырех — тогда говорят о тетраспорах (рис. 50). Тетраспоры формируются на диплоидных бесполом растениях — спорофитах (тетраспорофитах). В тетраспорангиях перед образованием тетраспор происходит мейоз.

Половой процесс оогамный. Женский орган — карпогон (рис. 51, А) у большинства красных водорослей (флоридей) состоит из расширенной базальной части — брюшка, заключающего яйцеклетку, и отростка — трихогины (отсутствующей у бангиевых). Карпогон обычно развивается на особой короткой карпогонииальной ветви. Антеридии — мелкие бесцветные клетки, содержимое которых освобождается в виде мелких, голых, лишенных жгутиков мужских оплодотворяющих элементов — спермациев. Выпавшие из антеридиев спермации пассивно переносятся токами воды и прилипают к трихогине. В месте контакта спермация и трихогины их стенки растворяются и ядро спермация перемещается по трихогине в брюшную часть карпогона (рис. 51, Б), где сливается с женским ядром. После оплодотворе-

ния базальная часть карпогона отделяется перегородкой от трихогины, которая отмирает, и претерпевает дальнейшее развитие, приводящее к образованию карпоспор (рис. 51, В).

Детали этого развития имеют важное систематическое значение. У одних красных водорослей содержимое зиготы (оплодотворенного карпогона) непосредственно делится с образованием неподвижных голых спор — карпоспор, у других из оплодотворенного карпогона (или из его дочерней клетки) вырастают ветвящиеся нити — гонимобласты, клетки которых превращаются в карпоспорангии, производящие по одной карпоспоре. Наконец, у большинства красных водорослей гонимобласты развиваются не непосредственно из брюшка оплодотворенного карпогона, а из особых вспомогательных — ауксиллярных клеток. Последние могут быть удалены от карпогона или же располагаются на талломе в непосредственной близости от него. В тех случаях, когда ауксиллярные клетки удалены от карпогона, из его брюшка после оплодотворения вырастают соединительные, или ообластемные, нити. Их возникновению предшествуют митотические деления копуляционного ядра, и клетки ообластемных нитей содержат, таким образом, диплоидные ядра. Ообластемные нити подрастают к ауксиллярным клеткам, в точке контакта оболочки растворяются и между клеткой ообластемной нити и ауксиллярной клеткой устанавливается сообщение. Это слияние клеток не сопровождается слиянием их ядер (диплоидного ядра клетки ообластемной нити и гаплоидного ядра ауксиллярной). Однако слияние с ауксиллярной клеткой стимулирует деление диплоидного ядра клетки ообластемной нити и развитие гонимобластов, клетки которых содержат диплоидные ядра и продуцируют диплоидные карпоспоры. Гонимобласты, развивающие карпоспоры, обычно рассматриваются как особая генерация — карпоспорофит.

У наиболее высокоорганизованных красных водорослей ауксиллярные клетки развиваются только после оплодотворения карпогона и в непосредственной от него близости. Совокупность ауксиллярной клетки (или клеток) с карпогоном носит специальное название прокарпий. Здесь нет надобности в образовании длинных ообластемных нитей, связывающих карпогон и ауксиллярные клетки, ауксиллярная клетка просто сливается с брюшком оплодотворенного карпогона, после чего из нее развиваются гонимобласты с карпоспорами. Карпоспорангии часто располагаются тесными группами — цистокарпиями, которые у многих представителей одеты псевдопаренхиматозной оболочкой, развивающейся из соседних с карпогоном клеток.

Красные водоросли делят на два класса: бангиевые (Bangiophyceae) и флоридеи (Florideophyceae).

КЛАСС БАНГИЕВЫЕ — BANGIOPHYCEAE

Клетки часто со звездчатым хроматофором и пиреноидом. Поры между клетками, как правило, отсутствуют. Карпогон без трихогины, после оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится с образованием карпоспор. Бесполое размножение — моноспорами.

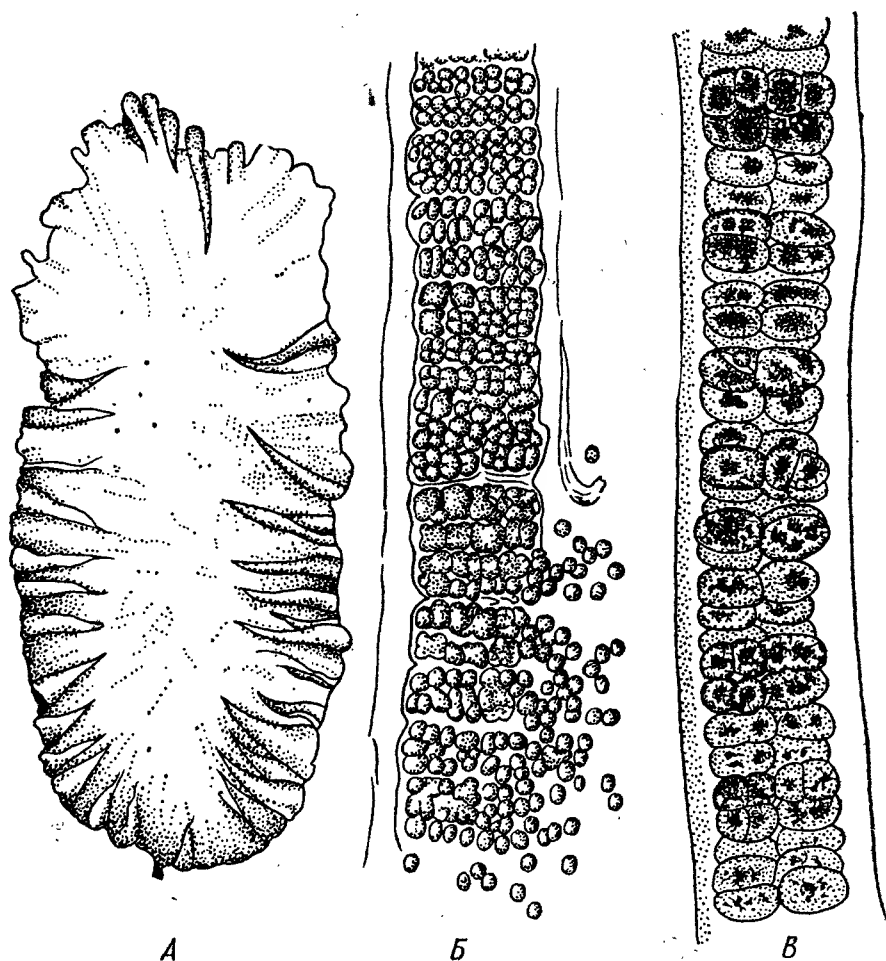


Рис. 52. *Porphyra*. А — внешний вид; Б — разрез таллома с антеридиями; В — разрез таллома с карпогонами, содержащее которых после оплодотворения делится с образованием карпоспор

Представитель — род порфира (*Porphyra*) (рис. 52, А), широко распространенный как в северных, так и в южных морях в прибрежной (литоральной) зоне. Листовидный таллом пурпурного цвета прикрепляется к субстрату своим основанием и достигает 50 см в длину, редко больше (у *P. nereocystis* до 2 м). Он сложен из одного (или двух) слоя клеток, содержащих по одному звездчатому хроматофору. При образовании антеридиев клетки таллома делятся во взаимно перпендикулярных направлениях на ряд мелких клеток, каждая из которых дает по одному спермацию (рис. 52, Б). При разбухании интерцеллюлярной слизи спермации выдавливаются и освобождаются.

Карпогоны лишь незначительно отличаются от вегетативных клеток, будучи продолжены в короткий отросток. Типичная трихогина отсутствует. После оплодотворения зигота (оплодотворенный карпогон) непосредственно делится на 2—32 карпоспоры (рис. 52, В), которые освобождаются так же, как спермации, — благодаря набуханию межклеточной слизи. Карпоспоры сначала голые, но через несколько дней

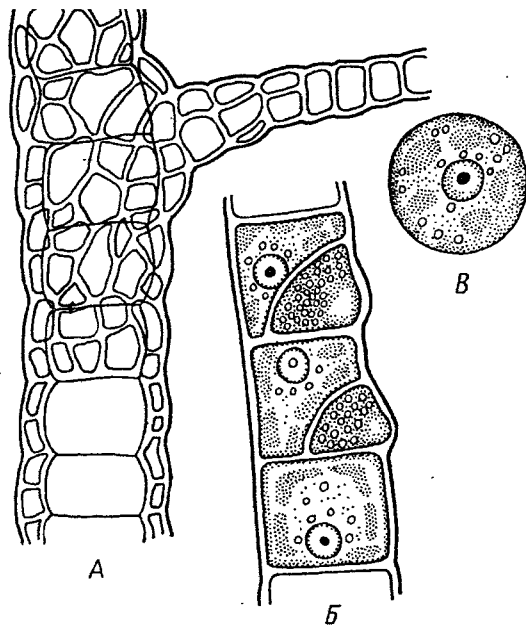


Рис. 53. *Compsopogon*. А — часть таллома; Б — нить с моноспорангиями; В — моноспора

они покрываются оболочкой и развиваются в нитчатые талломы, образующие на известковых раковинах моллюсков красные пятна. Эта стадия долгое время считалась самостоятельной водорослью *Conchocelis rosea*. Она размножается посредством моноспор, из которых формируются листовидные талломы порфиры.

Предположение о том, что мейоз у порфиры имеет место при прорастании зиготы, не подтвердилось в новейших исследованиях Мань (Е. Magne, 1964, 1967), согласно которым карпоспоры порфиры диплоидны, так же как и вырастающие из них конхоцелис-стадии. Таким образом, вопрос о месте редукционного деления (мейоза) в жизненном цикле этой водоросли так же, как и многих других красных водорослей, считавшихся до сих пор гаплоидными (гапобионтными), остается пока открытым. Многие виды порфиры потреб-

ляются в пищу и служат объектами искусственного выращивания.

Из других представителей бангиевых можно назвать пресноводный род компсопогон (*Compsopogon*), широко распространенный в тропиках. В последние годы эта водоросль занесена, по-видимому, с аквариумными растениями в СССР и стала довольно обычным обитателем тепловодных аквариумов. Таллом гетеротрихальный. От нитей, стелющихся по субстрату и срастающихся боковыми сторонами с образованием диска, отходят вертикальные моноподиально ветвящиеся нити. Молодые части вертикальных нитей состоят из одного ряда плоских клеток. В более старых частях таллома вокруг клеток, составляющих нить, образуется кора таким образом, что от каждой клетки продольными перегородками последовательно отчленяются периферические (периферические) клетки. Последние, делясь, образуют сплошную мелкоклеточную кору, которая окружает крупноклеточную центральную ось (рис. 53, А). Таллом компсопогона имеет голубовато-стальную окраску благодаря преобладанию в хроматофорах фикоцианина. Хроматофоры имеют вид париетальных лент, легко распадающихся на отдельные диски. Клетки содержат одно крупное ядро. Размножение моноспорами. Моноспорангии отчленяются косо идущей перегородкой от любой клетки таллома и имеют зернистое от обилия багряноквого крахмала содержимое, которое превращается в одну неподвижную голую моноспору (рис. 53, Б, В). Моноспора освобождается через разрыв в оболочке спорангия, одевается оболочкой и прорастает в новый таллом.

КЛАСС ФЛОРИДЕИ — FLORIDEOPHYCEAE

Клетки большей частью с парietальными хроматофорами без пиреноидов. Между клетками имеются поры. Карпогон с трихогиной. После оплодотворения развиваются гонимобласты или непосредственно из брюшка оплодотворенного карпогона, или из ауксилярных клеток после слияния их с ообластемными нитями. Бесполое размножение большинства — тетраспорами. Гонимобласты, несущие карпоспорангии, рассматриваются как особая генерация — карпоспорофит. Детали развития карпоспорофита (из оплодотворенного карпогона или из ауксилярных клеток), а также время дифференцировки ауксилярных клеток (до или после оплодотворения), их положение на талломе и т. п. кладутся в основу деления флоридей на шесть порядков, из которых ниже приводятся только три.

Порядок немалионовые — Nemalionales

Для представителей характерно отсутствие ауксилярных клеток, гонимобласты развиваются непосредственно из оплодотворенного карпогона или из его дочерней клетки. Виды порядка живут главным обра-

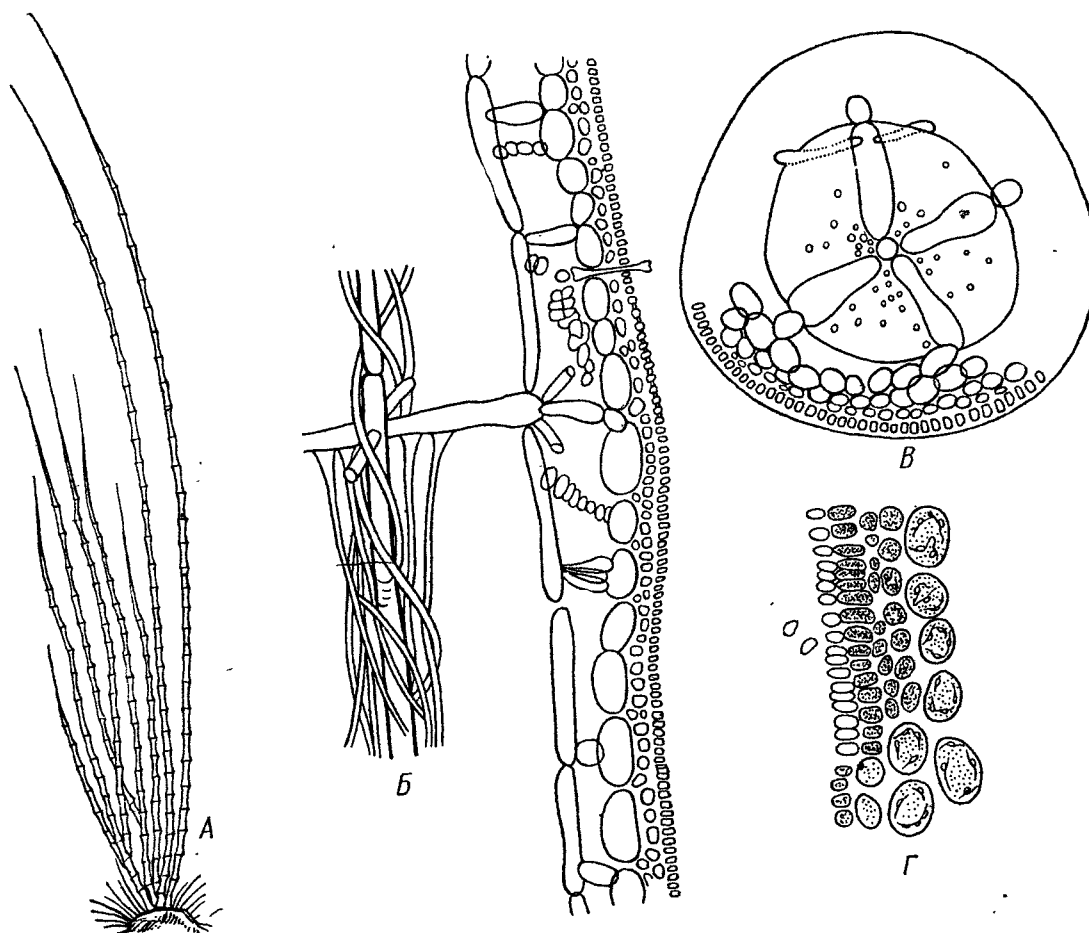


Рис. 54. *Lemanea*. А — внешний вид растения; Б — часть продольного разреза; В — поперечный разрез; Г — разрез через кору с антеридиями

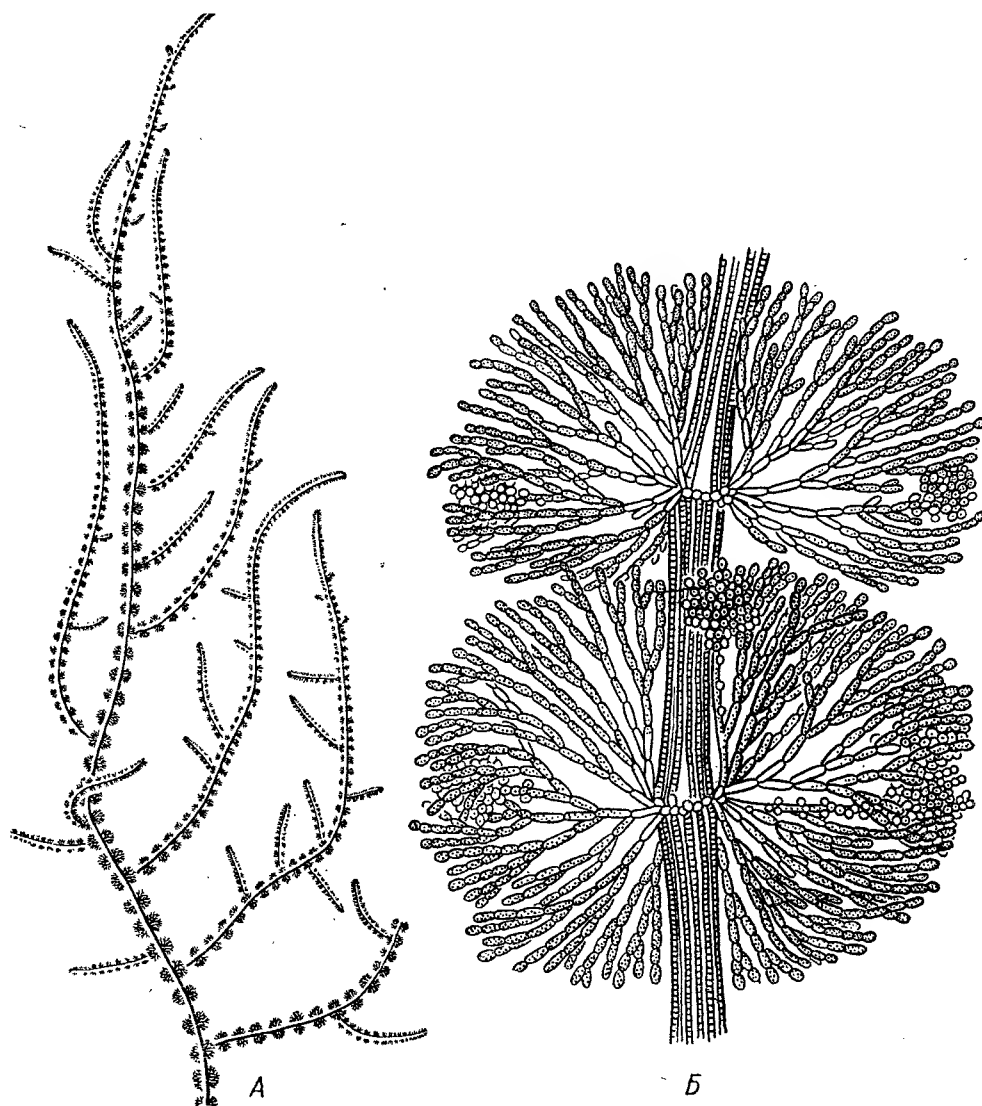


Рис. 55. *Batrachospermum*. А — внешний вид таллома; Б — часть таллома с цистокарпиями

зом в морях, но встречаются и в пресных водах, например роды леманея (*Lemanea*) и батрахоспермум (*Batrachospermum*).

Род леманея (*Lemanea*) встречается в быстро текущих речках с холодной водой. Таллом, имеющий вид неветвящейся щетинки 10—15 см длиной и 1 мм толщиной, темно-фиолетового или оливково-бурого цвета с узловатыми вздутиями. Прикрепляется к субстрату при помощи подошвы из стелющихся нитей. По оси таллома проходит одна нить из вытянутых бесцветных клеток. От верхней части каждой клетки центральной оси отходит мутовка большей частью из четырех расходящихся по радиусам ветвей. Базальные клетки каждой такой ветви крупные, вытянутые. От их дистального (морфологически верхнего) конца отходят ветви второго порядка, которые в свою очередь многократно ветвятся. Конечные разветвления срастаются в многослойную кору. Ее наружные клетки мелкие и заполнены хроматофорами,

внутренние — крупные и почти бесцветные. От проксимальных (морфологически, нижних) концов основных клеток радиальных ветвей отходят коровые нити, окутывающие центральную нить (рис. 54, А, Б, В). Антеридии образуются группами из поверхностных клеток коры (рис. 54, Г). Карпогонийальные ветви, несущие карпогоны, развиваются из внутренних клеток коры. Брюшко карпогона находится около внутренней поверхности коры, а трихогина прорывает кору и высовывается наружу (рис. 54, Б). После оплодотворения из брюшной части карпогона формируются пучки гонимобластов, врастающие в полость таллома. Карпоспорангии образуются целыми цепочками, карпоспоры скапливаются внутри полости таллома и освобождаются после разрушения коры таллома. Согласно последним исследованиям Мань (1967), при развитии из зиготы (оплодотворенного брюшка карпогона) гонимобластов мейоз не наблюдается и, таким образом, карпоспорофит и карпоспоры — диплоидны. Карпоспоры прорастают с образованием диплоидного нитчатого, состоящего приблизительно из 20 клеток предростка, в верхушечной клетке которого происходит редукционное деление. Из апикальной клетки после мейоза развивается гаплоидное растение — гаметофит леманей, на котором образуются половые органы. Так что базальная часть таллома леманея диплоидна.

Род батрахоспермум (*Batrachospermum*, рис. 55, А) встречается в реках с чистой прозрачной водой, в озерах. Таллом в виде сильно разветвленного, слизистого на ощупь кустика оливково-зеленого или стального цвета (избыток фикоцианина). Ось неограниченно нарастает за счет деятельности верхушечной клетки и состоит из одного ряда вытянутых бесцветных клеток. От каждой из них непосредственно под поперечной перегородкой возникает мутовка ветвей ограниченного роста, которые сложены из мелких, богатых хроматофорами клеток. Конечные клетки ветвей могут вытягиваться в длинные волоски. Из базальных клеток боковых ветвей (ассимиляторов) развиваются ветви неограниченного роста. Кроме того, базальные клетки мутовок ветвей дают начало кортикальным (коровым) нитям, которые растут вдоль клеток главной оси, совершенно скрывая их, и у некоторых видов, переплетаясь, образуют многослойную обертку. Клетки коровых нитей дают начало вторичным мутовкам боковых ветвей, которые вставляются между уже имеющимися. На боковых ветвях ограниченного роста (ассимиляторах) формируются половые органы. После оплодотворения из брюшка карпогона вырастают ветвящиеся гонимобласты, конечные клетки которых дают карпоспоры, собранные в тесную группу — цистокарпий (рис. 55, Б). Из карпоспор развиваются ползучие

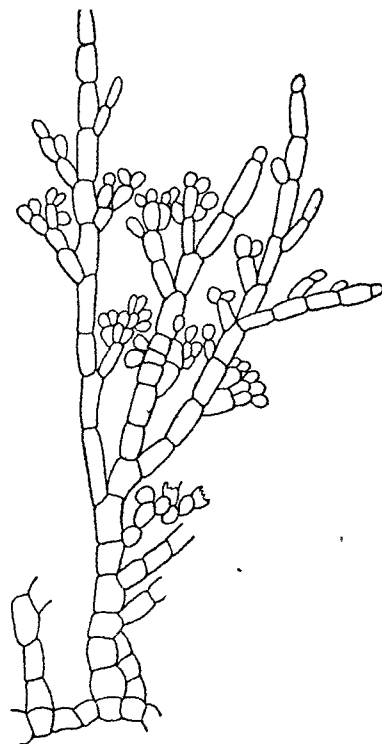


Рис. 56. Стадия *Chara* с моноспорами

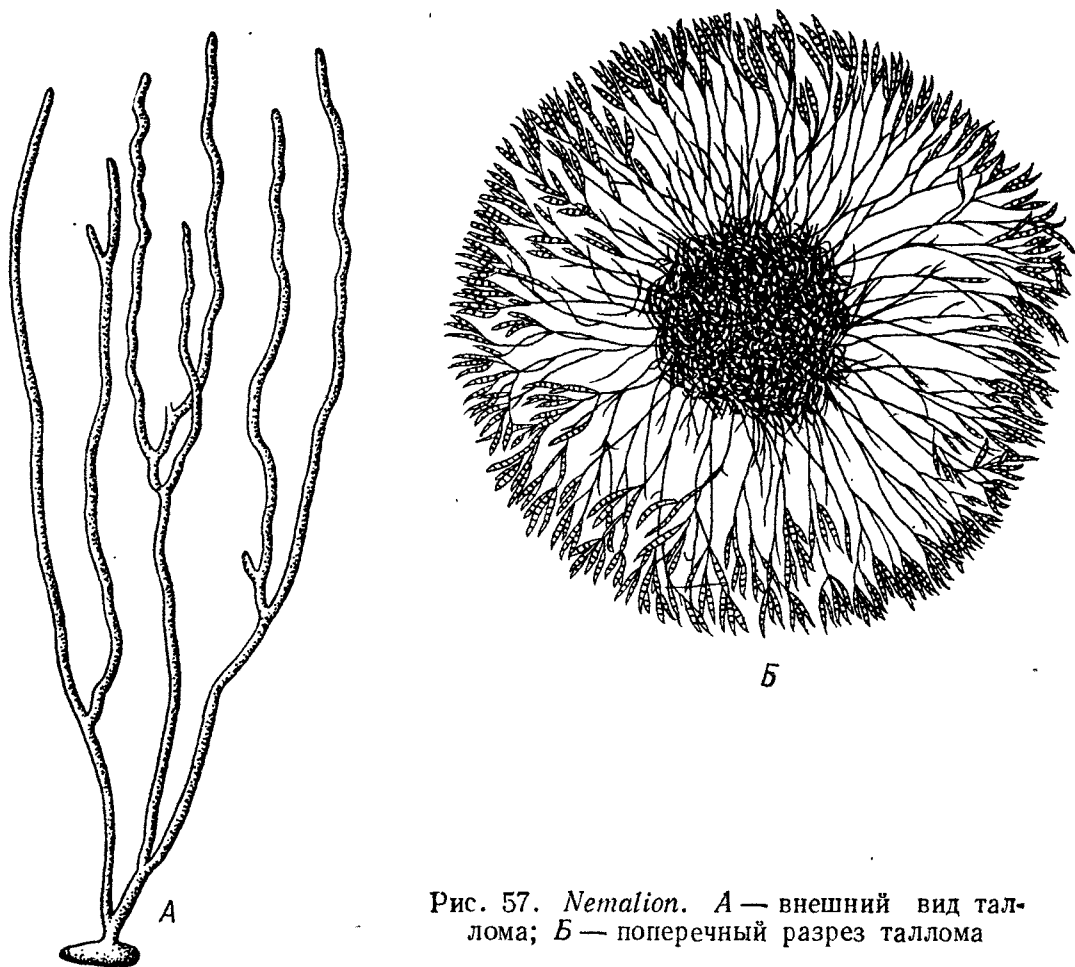


Рис. 57. *Nemalion*. А — внешний вид таллома; Б — поперечный разрез таллома

нити, от которых вертикально отходят разветвленные нити совсем иного внешнего вида, чем таллом батрахоспермума. Эта стадия была описана под родовым названием шантранзия (*Chantransia*). Она может размножаться посредством моноспор (рис. 56). При благоприятных условиях из верхушечных клеток *Chantransia*-предростка могут вырасти типичные талломы батрахоспермума. Согласно исследованиям Мань, *Chantransia*-стадию батрахоспермума, так же как и базальную часть таллома леманеа, следует рассматривать как диплоидное образование, соответствующее тетраспорофиту других красных водорослей.

Талломы леманеа и батрахоспермума построены по одноосевому типу. Примером красной водоросли с многоосевым строением может служить морской род немалион (*Nemalion*). В слабоветвящихся розового цвета слизистых талломах немалиона центральная часть занята целым пучком продольных нитей, состоящих из вытянутых бесцветных клеток, от которых радиально расходятся обильно ветвящиеся, богатые хроматофорами нити — ассимиляторы, соединенные слизью мягкой консистенции (рис. 57).

Половые органы развиваются, как и у батрахоспермума, на ассимиляторах. Карпоспорофит и карпоспоры у немалиона, как у леманеа

и батрахоспермума, диплоидны. У одного из видов *Nemalion* (*N. verticillare*) наблюдалась гетероморфная смена поколений: макроскопического гаметофита и микроскопического нитевидного спорофита (тетраспорофита).

Порядок криптонемиевые — Cryptonemiales

В отличие от предыдущего порядка здесь имеются ауксилярные клетки, которые развиваются до оплодотворения карпогона и рассеяны по таллому на известном расстоянии от карпогона. Из карпогона после оплодотворения к ауксилярным клеткам растут более или менее длинные многоклеточные соединительные, или ообластемные, нити. После слияния ауксилярной клетки с клеткой ообластемной нити и перехода диплоидного ядра клетки нити в ауксилярную клетку возникают гонимобласты (рис. 58). Развивающиеся на гонимобластах (карпоспорофите) карпоспоры содержат диплоидное ядро и прорастают в диплоидные растения — тетраспорофиты, производящие только органы бесполого размножения — тетраспорангии. При образовании тетраспор происходит мейоз и гаплоидные тетраспоры прорастают в гаплоидные растения — гаметофиты, несущие половые органы. Гаметофит и тетраспорофит внешне (морфологически) не различаются. Таким образом, у криптонемиевых, как и у большинства красных водорослей, имеется изоморфная смена генераций, усложненная диплоидным карпоспорофитом.

Представитель порядка — род дюренеа (*Dudresnaya*), распространенный в южных морях. Таллом имеет вид разветвленных слизистых кустиков розового цвета. Анатомически он очень похож на батрахоспермум, так как у него вдоль таллома проходит одна центральная ось из крупных бесцветных клеток, которые несут мутовки сильноветвящихся коротких боковых нитей из клеток, богатых хроматофорами. Конечные разветвления боковых нитей, переплетаясь и срастаясь, образуют рыхлую кору. На женских гаметофитах от основания боковых ветвей ограниченного роста вырастают карпогонииальные ветви с карпогонами; такое же положение занимают и ветви, некоторые клетки которых превращаются в ауксилярные. На мужских гаметофитах на конечных веточках развиваются антеридии. На тетраспорофитах из конечных клеток боковых ветвей формируются тетраспорангии. После мейоза содержимое их делится поперечными перегородками на четыре тетраспоры, расположенные друг над другом.

Среди криптонемиевых, как и среди немалионовых, встречаются формы не только одноосевого, но и многоосевого строения. Примером может служить род кораллина (*Corallina*), распространенный во всех морях, особенно в тропиках. Вертикально стоящие кус-

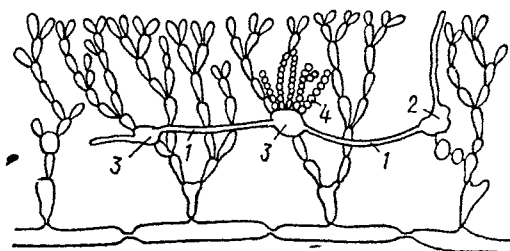


Рис. 58. *Dumontia*. Схема развития ообластемной нити (1) из карпогона (2) и ее последовательное слияние с ауксилярными клетками (3) с образованием гонимобластов (4)

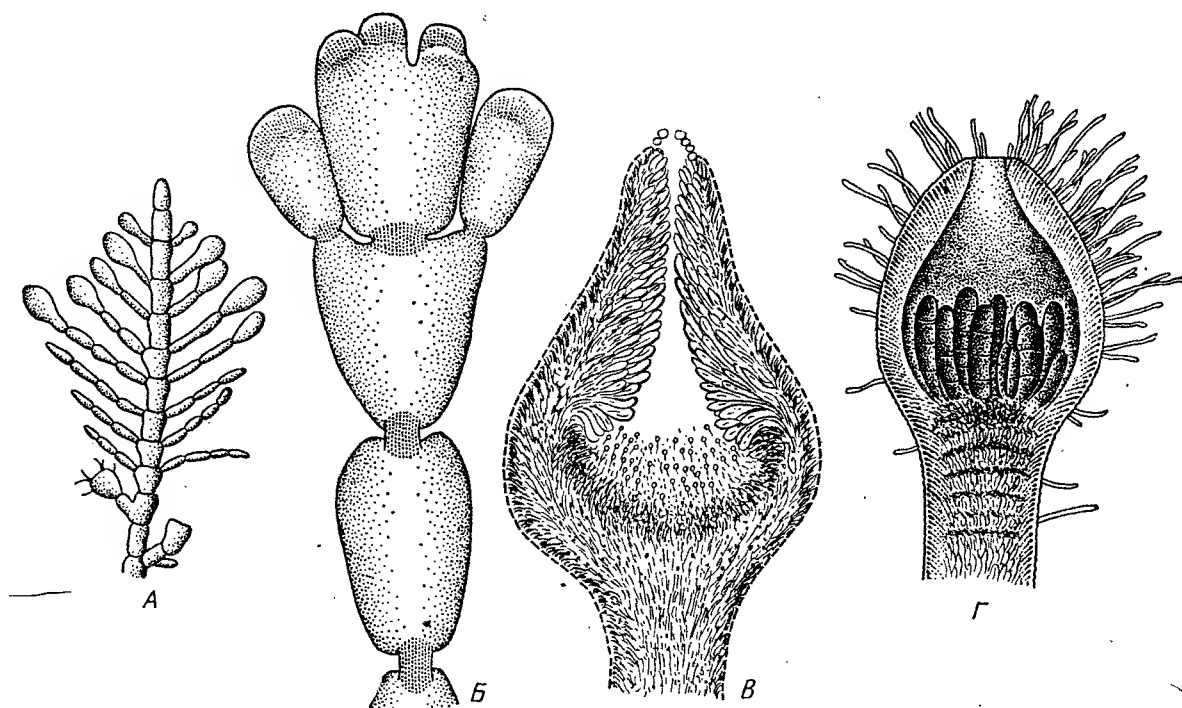


Рис. 59. *Corallina*. А — внешний вид; Б — членики с промежуточными сочленениями; В — концептакул с антеридиями; Г — концептакул с тетраспорангиями

тики ветвятся преимущественно в одной плоскости (рис. 59, А). Ветви состоят из сильно пропитанных известью члеников, соединенных друг с другом сочленениями с малым содержанием извести, что придает всему кусту гибкость, помогающую противостоять действию волн. Если декальцинировать таллом (подействовать соляной кислотой), то можно видеть, что вдоль ветвей проходит много (целый пучок) нитей, неограниченно нарастающих и сложенных из длинных бесцветных клеток. От этих осевых нитей по радиусам отходят ветви, срастающиеся в кору. В местах сочленений (рис. 59, Б) центральные оси остаются неразветвленными. На верхушке пучок центральных нитей разделяется обычно на три части, которые далее растут, как ветви. Органы размножения у кораллины (антеридии, карпогоны, тетраспоры) развиваются всегда на разных индивидах (мужском, женском гаметофитах, на тетраспорофитах) на концах ветвей в особых углублениях — концептакулах, сообщающихся с внешней средой посредством узкого отверстия (рис. 59, В, Г).

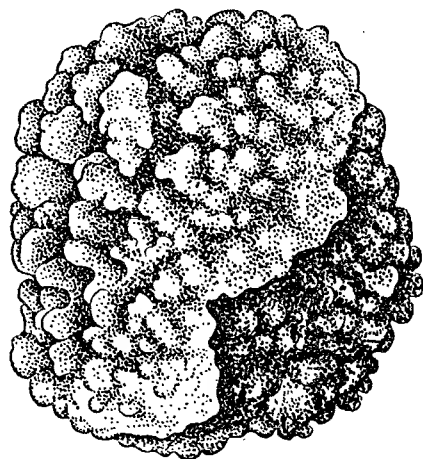


Рис. 60. *Lithothamnion*. Внешний вид таллома

Пропитанные известью талломы кораллины наряду с такими же талломами сифоновых водорослей участвуют в образовании коралловых рифов.

У рода литотамнион (*Lithothamnion*,

рис. 60) таллом, также пропитанный известью, образует на камнях плотные розоватые корочки. Особенно распространен в северных морях, часто на больших глубинах.

Порядок церамиевые — Ceramiales

Этот порядок, наиболее высоко организованный и богатый видами, характеризуется тем, что ауксиллярные клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение карпогона и в непосред-

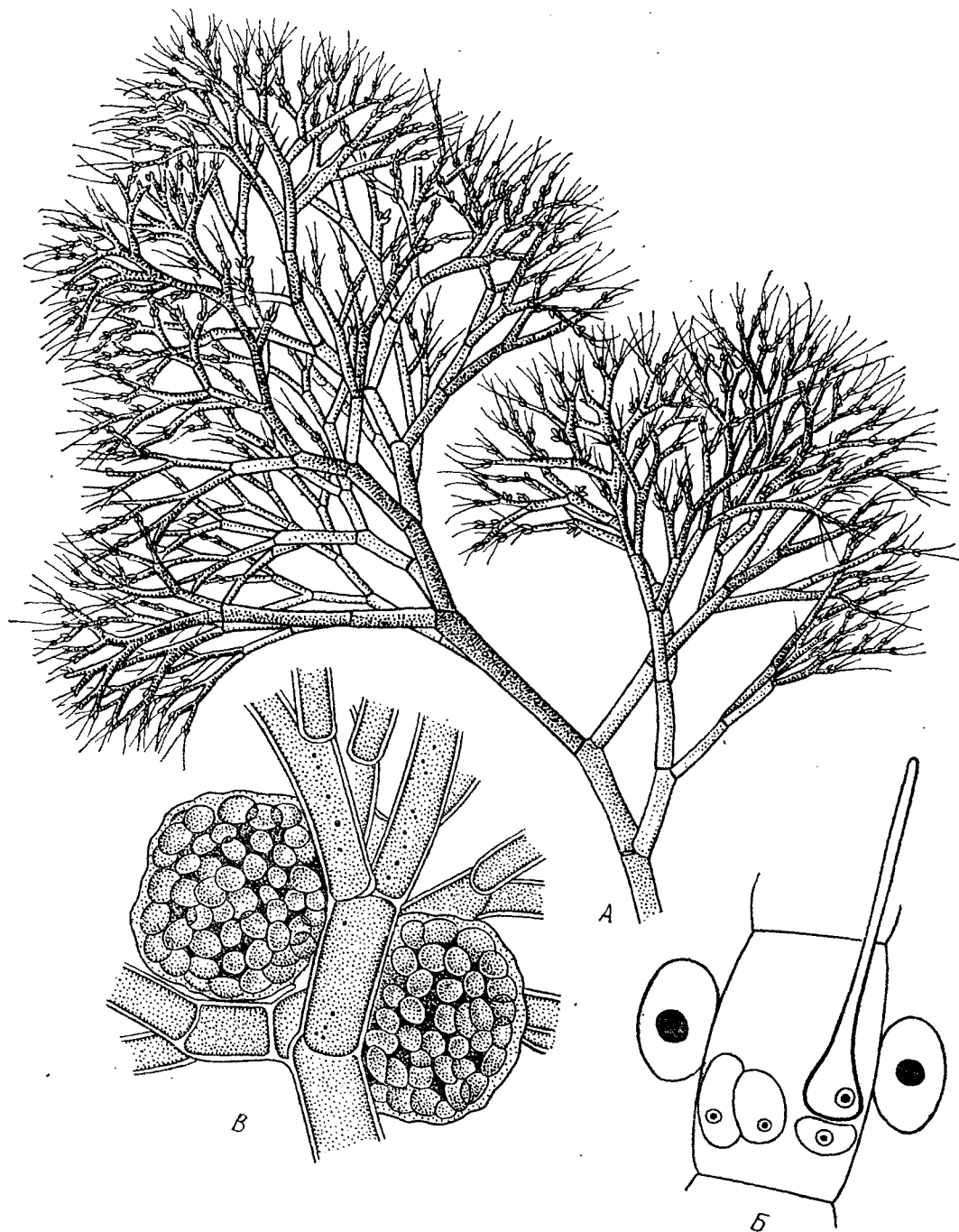


Рис. 61. *Callithamnion*. А — общий вид таллома; Б — прокарпий; В — цистокарпии



Рис. 62. *Delesseria*. Внешний вид таллома

ственной близости от последнего, т. е. имеется прокарпий (рис. 61, Б). Длинных ообластемных нитей здесь не образуется: брюшко карпогона или непосредственно сливается с рядом расположенной ауксилярной клеткой (клетками), или через короткие выросты, формируя цистокарпии (рис. 61, Б). Простейшие представители, например род каллитамнион (*Callithamnion*), имеют таллом в виде разветвленного кустика, сложенного из одного ряда многоядерных клеток (рис. 61, А). Другие представители имеют внешне более сложные, морфологически расчлененные талломы, которые, однако, легко свести к одноосевому

типу. Например, у рода делессерия (*Delesseria*) таллом в виде ярко-красных листьев с перистым жилкованием (рис. 62) образован срастанием боковых ветвей одной главной оси.

В качестве типичного представителя порядка подробнее можно рассмотреть род полисифония (*Polysiphonia*), широко распространенный как в южных, так и в северных морях. Таллом имеет вид разветвленного темно-малинового кустика, ветви которого увенчаны верхушечной клеткой, отчленяющей сегменты. На некотором расстоянии от верхушечной клетки сегменты претерпевают последовательные деления продольными перегородками, в результате чего от центральной клетки отчленяется ряд периферических перицентральных клеток. Таким образом, в более старых частях таллома клетки центральной оси (центрального сифона) окружены перицентральными коровыми клетками (рис. 63, А, Б). У некоторых видов перицентральные клетки делятся с образованием многослойной коры.

На гаметофитах (мужском и женском) половые органы возникают на особых веточках таллома, так называемых трихобластах, имеющих моносифоновое строение — из одного ряда клеток, не окруженных перицентральными клетками. Плодущая часть мужского трихобласта становится полисифоновой, т. е. клетки отчленяют продольными перегородками перицентральные клетки, которые становятся материнскими клетками антеридиев. От них отпочковываются мелкие антеридиальные клетки (рис. 63, Г; 64, 4—7). Клетки плодущей части женского трихобласта отчленяют пять перицентральных клеток, от одной из которых развивается карпогонияльная ветвь с карпогоном, а после оплодотворения отчленяется ауксилярная клетка; остальные перицентральные клетки дают начало нитям, которые образуют вокруг прокарпия и развивающихся карпоспор (цистокарпия) псевдопаренхиматозную оболочку с отверстием на вершине (рис. 63, Д; 64, 15). Из цистокарпия по созревании выпадают карпоспоры, которые развиваются в тетраспорофиты, морфологически сходные с гаметофитами.

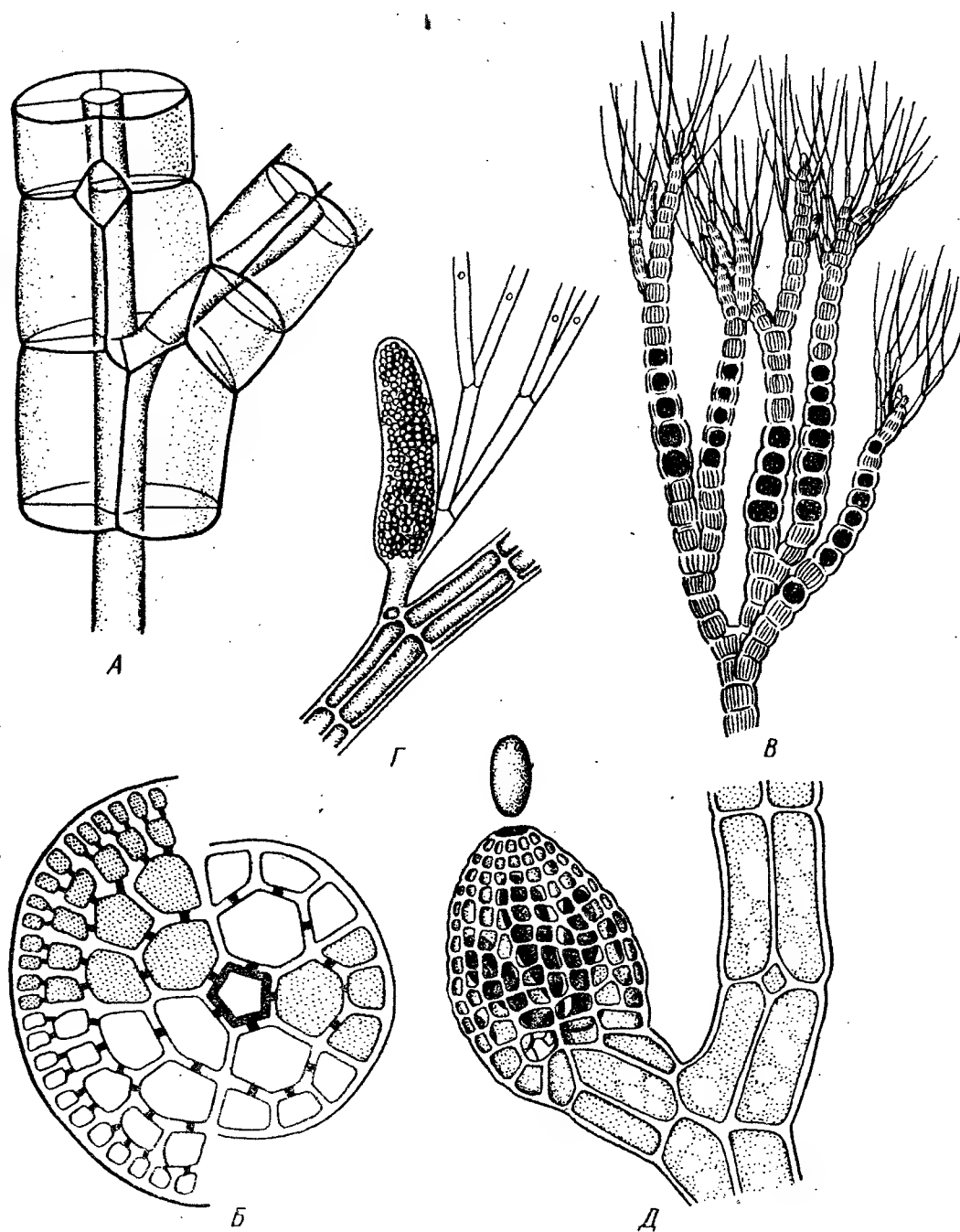


Рис. 63. *Polysiphonia*. А — схема строения ветви с однослойной корой; Б — поперечный разрез ветви с многослойной корой; В — тетраспорофит с тетраспорангиями; Г — собрание антеридиев; Д — зрелый цистокарпий

На тетраспорофите образуются тетраспорангии, в которые превращаются перицентральные клетки. В тетраспорангиях развиваются по четыре расположенные по углам тетраэдра тетраспоры (рис. 63, В; 64, 17—19).

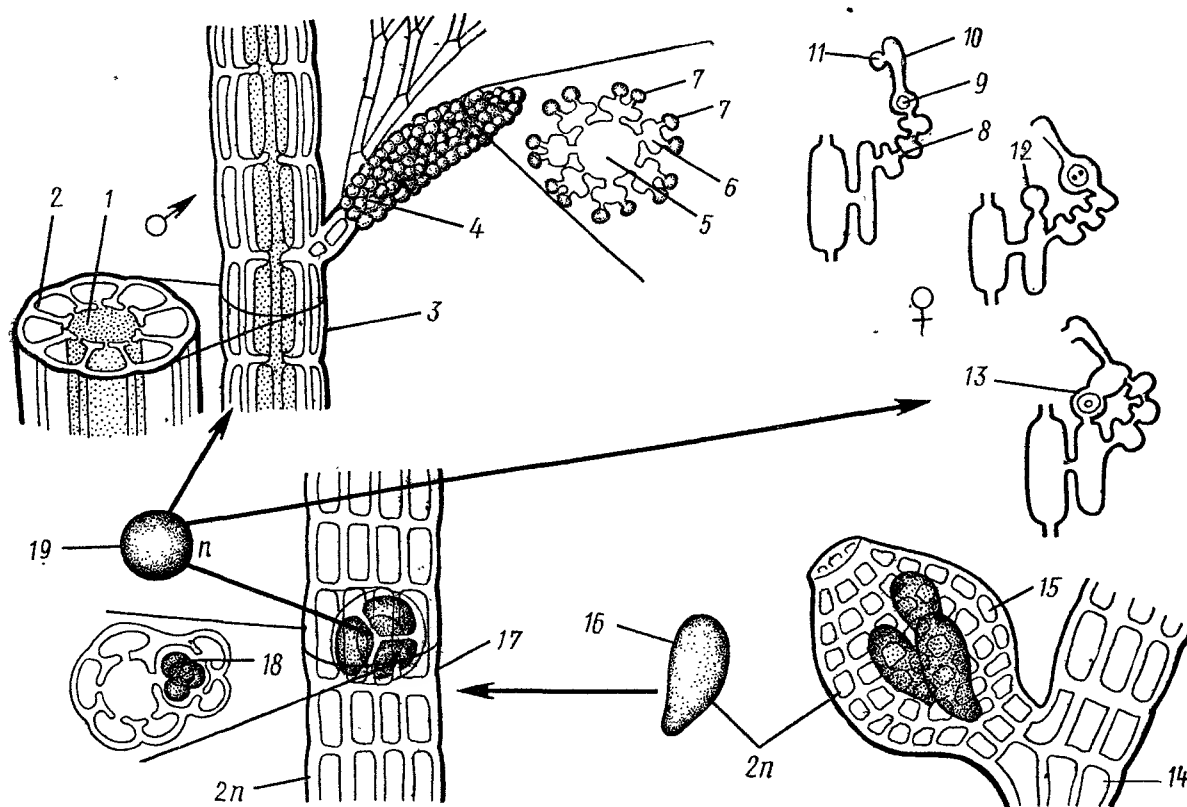


Рис. 64. *Polysiphonia*. Схема развития:

1 — центральная клетка, 2 — периферические клетки, 3 — мужской гаметофит, 4 — собрание антеридиев, 5 — центральная клетка, 6 — материнская клетка антеридиев, 7 — антеридии, 8 — карпогонияльная ветвь, 9 — карпогон с яйцеклеткой, 10 — трихогина, 11 — сперматид; 12 — ауксиллярная клетка, отчленившаяся от поддерживающей клетки карпогонияльной ветви после того, как произошло оплодотворение брюшка карпогона, 13 — слияние ауксиллярной клетки с брюшком оплодотворенного карпогона, 14 — женский гаметофит, 15 — цистокарпий, одетый оболочкой, 16 — карпоспора, 17 — тетра-спорофит, 18 — тетраспорангий с тетраспорами, 19 — тетраспора

Таким образом, у полисифонии (и других представителей порядка церамиевых), как и у криптофитовых, наблюдается изоморфная смена генераций, усложненная диплоидным карпоспорофитом.

Красные водоросли представляют собой естественную единую, несмотря на многообразие, и весьма древнюю группу; остатки их известны из силура и девона. Как указывалось, по набору пигментов, одиночному расположению тилакоидов, отсутствию жгутиковых стадий из всех эукариотных отделов водорослей красные ближе всего к сине-зеленым, от которых они, однако, резко отличаются строением клетки и наличием полового процесса.

Отсутствие жгутиковых стадий у современных красных водорослей не давало возможности искать их предков среди первичных жгутиконосцев. Недавно (I. Simon-Bichard-Breud, 1972) появилось сообщение о существовании в клетках красной водоросли *Bonneimaisonia humifera* крипт — видоизмененных скрытых жгутиков. Этот факт, возможно, позволит по-новому подойти к проблеме филогенетических связей

красных водорослей с другими отделами водорослей, но он требует проверки и подтверждения¹.

Что касается эволюции в пределах самого отдела красных водорослей, то из двух классов: бангиевых и флоридей, первый, несомненно, более примитивный. Здесь у карпогона еще не выработалась типичная форма, и он мало отличается от обычных вегетативных клеток. После оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится на карпоспоры. Флориден представляют собой более эволюционировавшую группу с карпогоном, снабженным органом улавливания сперматозоидов — трихогиной. Из класса флоридей наиболее простой порядок нематоносовые, у которых нет ауксилярных клеток, и гонимобласты, на которых развиваются карпоспорангии, образуются непосредственно из брюшной части оплодотворенного карпогона. Криптомемиевые представляют следующий шаг прогрессивной эволюции: они имеют ауксилярные клетки, способствующие увеличению продукции карпоспор, так как образуется не один цистокарпий, а много — по числу ауксилярных клеток. При разбросанных беспорядочно по таллому ауксилярных клетках необходимы более или менее длинные ообластемные нити. Наивысшей ступени эволюции достигли церамиевые, у которых имеется прокарпий и ауксилярные клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение. Непосредственное соседство карпогона и ауксилярной клетки (клеток) в прокарпии облегчает образование цистокарпиев. Этот порядок наиболее богат видами.

* * *

За исключением немногих, преимущественно простейших представителей (*Batrachospermum*, *Lemanea* и др.), живущих в быстро текущих речках с чистой водой, красные водоросли — морские обитатели. Они всегда прикреплены к камням, ракушкам, другим водорослям, являясь, как правило, эпифитами, однако известны и эндофиты, и даже паразиты. Многие красные водоросли живут на больших глубинах, и глубоководные формы отличаются особенно яркой красной окраской. Нередко в пределах одного и того же вида глубоководные особи имеют ярко-малиновые талломы, тогда как мелководные особи окрашены в желтоватый цвет. Этот факт пытается объяснить теория Энгельмана (см. с. 253), согласно которой преобладание той или иной окраски на разных глубинах связано с силой и окраской световых лучей, достигающих разных глубин.

Красные водоросли находят довольно большое применение в хозяйстве человека: из них вываривают студенистое вещество — агар-агар, применяемое в кондитерской и ряде других отраслей промышленности, а также в лабораторной микробиологической технике для приготовления твердых питательных сред. Некоторые, например порфира, употребляются в пищу.

¹ В 1977 г. (G. Tripodi, F. De Masi) появилось еще одно сообщение о том, что в клетке другой красной водоросли — *Erythrocytis montagnei* — найдена структура, которая трактуется как остаток базального тела жгутика.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHLOROPHYTA

Представители отдела характеризуются травянисто-зеленой окраской хлоропластов, зависящей от преобладания хлорофиллов «а» и «b» над каротиноидами: α - и β -каротином, лютеином, неоксантином, виоласантином, зеаксантином, антераксантином. Хлоропласты окружены оболочкой из двух мембран, «хлоропластная эндоплазматическая сеть» отсутствует. Ламеллы состоят из двух — шести или многих слившихся тилакоидов, образующих грани, периферические тилакоиды отсутствуют, генофоры рассеянные. Пиреноид, погруженный в строуму хлоропласта, пронизан тилакоидами. Запасной полисахарид крахмал откладывается внутри хлоропласта — вокруг пиреноида и в строуме. Глазок располагается внутри хлоропласта и не связан со жгутиковым аппаратом. Жгутики в числе двух, четырех, реже многих одинаковой длины (изоконтные) и одинакового строения (изоморфные), гладкие или покрытые тонкими мастигонемами, у некоторых — чешуйками. Клетка подавляющего большинства зеленых водорослей поверх цитоплазматической мембраны покрыта целлюлозной оболочкой. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Имеются все возможные циклы развития (гаплонты, диплонты, изо- и гетероморфная смены генераций).

Этот отдел занимает среди низших растений особое положение.

Окраска зеленых водорослей такая же, как и у высших растений. В качестве запасного вещества в клетках, как и у высших растений, обычно откладывается крахмал.

Представители отдела в большей частью распространены в пресных водах, хотя имеются и морские виды.

Во многих системах отдел зеленых водорослей делят на три класса. Класс собственно зеленые водоросли, или равножгутиковые, — *Chlorophyceae*, *Isocontae* характеризуется бесполом размножением обычно зооспорами с двумя — четырьмя, реже многими изоконтными и изоморфными жгутиками, обращенными вперед, иногда апланоспорами. Половой процесс гологамный, изогамный, гетерогамный и оогамный. В этом классе весьма полно представлены ступени морфологической дифференцировки таллома (все, кроме ризоподияльной), которые обычно кладутся в основу деления класса на порядки.

Класс конъюгаты — *Conjugatophyceae* характеризуется отсутствием в жизненном цикле жгутиковых стадий, так как бесполое размножение отсутствует, а половой процесс — конъюгация.

Класс харовые водоросли — *Charophyceae* включает крупные водоросли со сложной морфологической дифференцировкой нитчатого

таллома. Бесполого размножения зооспорами или апланоспорами нет. Половой процесс оогамный. Половые органы — оогонии и антеридии — многоклеточные, сложного строения.

**КЛАСС СОБСТВЕННО ЗЕЛЕННЫЕ,
ИЛИ РАВНОЖГУТИКОВЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ —
CHLOROPHYCEAE, ISOCONTAE**

Этот класс занимает центральное положение среди всех зеленых водорослей. В соответствии со ступенями морфологической дифференцировки таллома класс делится на порядки.

Порядок вольвоксовые — Volvocales

Сюда относятся монадные, т. е. снабженные жгутиками, одноклеточные, колониальные и ценобиальные зеленые водоросли, подвижные в течение вегетативной жизни.

Типичный представитель — одноклеточная водоросль из рода хламидомонада (*Chlamydomonas*, рис. 65), многочисленные виды которого обитают в лужах, канавах и других мелких пресных водоемах. При их массовом развитии вода нередко принимает зеленую окраску. Сферическая или эллипсоидальная клетка, одетая оболочкой, плотно прилегающей к протопласту или (у более старых особей) несколько отстающей от него в задней части, несет на своем переднем конце два жгутика, с помощью которых она плавает в воде. Протопласт содержит одно ядро, обычно чашевидный хроматофор, в который погружены пиреноид и глазок, и сократительные вакуоли, находящиеся в передней

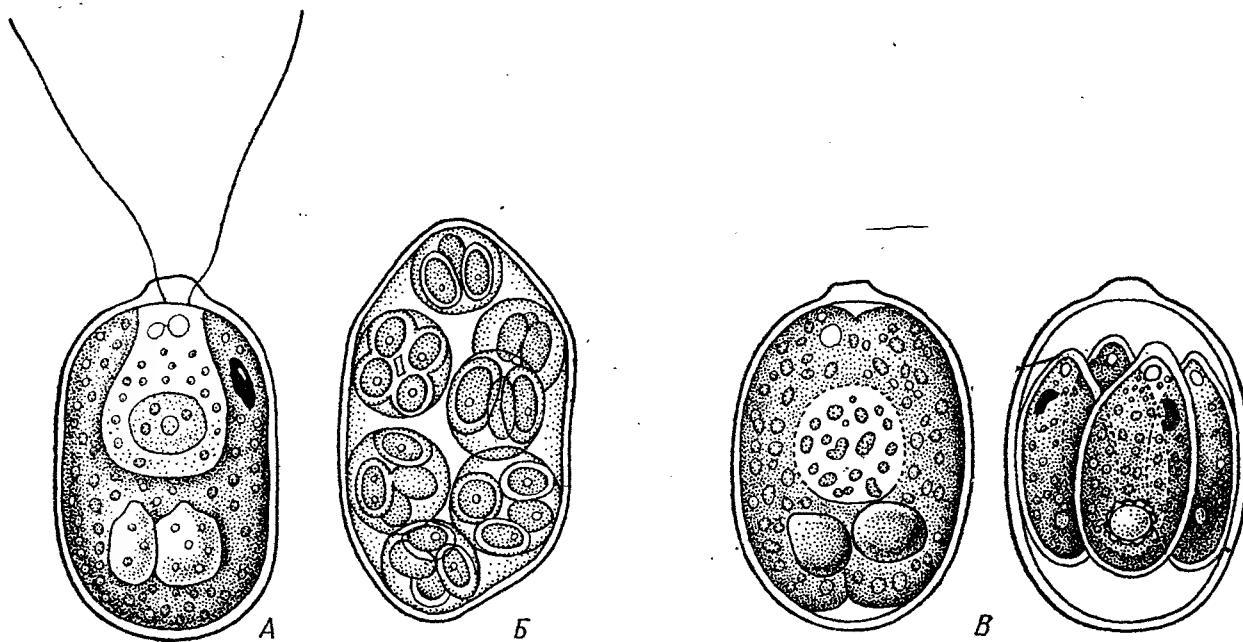


Рис. 65. *Chlamydomonas*. А — вегетативная особь; Б — пальмеллевидная стадия; Б' — размножение: молодые особи внутри материнской клетки

части клетки. Схематическое изображение клетки хламидомонады при наблюдении в электронном микроскопе дано на рис. 22.

При подсыхании водоема хламидомонады легко переходят в так называемое пальмеллевидное состояние: при этом клетки теряют жгутики, стенка их ослизняется, и в таком неподвижном состоянии клетки размножаются. Стенки дочерних клеток также ослизняются, и таким образом получается система вложенных друг в друга слизистых обверток, в которых группами расположены неподвижные клетки (рис. 65, Б). При этом клетки сохраняют свои пульсирующие вакуоли и глазки. При перенесении в воду клетки снова вырабатывают жгутики и возвращаются к монадному состоянию. Однако легкость перехода из пальмеллевидного состояния в монадное у разных видов неодинакова. Есть хламидомонады (*Ch. kleinii*), у которых большая часть жизни проходит в пальмеллевидном состоянии.

Близки к хламидомонаде род картерия (*Carteria*), клетка которого несет четыре жгутика, и род хлорогониум (*Chlorogonium*), имеющий сильно вытянутое в длину веретеновидное, иногда игловидное тело с двумя жгутиками. Несколько более по строению клетки отличается от хламидомонады род гематоккок (*Haematococcus*), характеризующийся сильным ослизнением внутренних слоев стенки. При этом протопласт образует цитоплазматические отростки, тянущиеся через ослизненные слои стенки к наружному, более плотному пограничному слою. Хроматофор чашевидный или сетчато продырявленный, пиреноидов два или несколько. Имеются глазок, пульсирующие вакуоли, ядро и два жгутика (рис. 66, А). Гематоккок легко переходит в пальмеллевидное состояние, образуя при этом цисты: клетки округляются, вырабатывают плотно прилегающую стенку, содержимое переполняется астаксантином (гематохромом), благодаря чему приобретает кирпично-красную окраску. Цисты выдерживают высыхание, а при смачивании прорастают с образованием зооспор, которые выходят наружу через разрыв стенки цисты (рис. 66, Б, В). Сначала они окрашены в кирпично-красный цвет, но постепенно астаксантин исчезает и с перифе-

рии клетки обнаруживается зеленый хроматофор. Однако красная окраска сохраняется обычно в центре клетки в течение нескольких поколений клеток, размножающихся бесполом путем. Только при длительной культуре, препятствующей образованию цист, удается получить чисто зеленые особи гематоккока.

В благоприятных условиях хламидомонада и остальные одноклеточные роды интенсивно размножаются бесполом путем. Обычно клетка при этом останавливается, и протопласт, несколько отстав от стенки, последовательно делится продольно на две, четыре или восемь частей

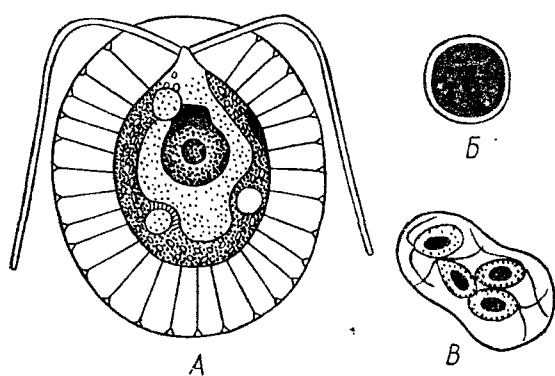


Рис. 66. *Haematococcus*. А — вегетативная особь; Б — циста; В — прорастание цисты вегетативными особями

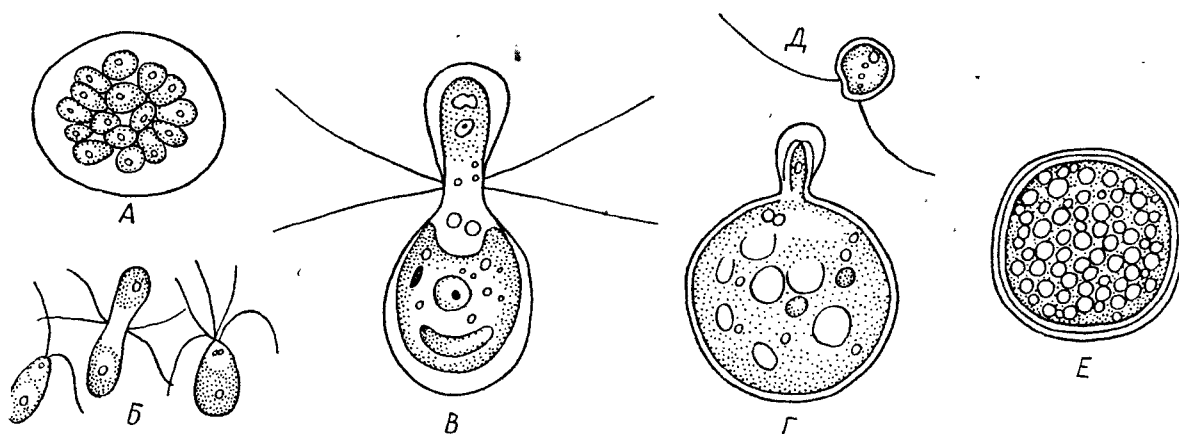


Рис. 67. *Chlamydomonas*. Половой процесс: А — образование изогамет; Б — изогамия у *Ch. steinii*; В — гетерогамия у *Ch. braunii*; Г — оогамия у *Ch. coccifera*; Д — мужская гамета *Ch. coccifera*; Е — зигота

(рис. 65, В). Эти дочерние клетки вырабатывают жгутики и выходят наружу после ослизнения стенок материнской клетки в виде зооспор, одетых оболочкой и отличающихся от материнской клетки только меньшими размерами. После непродолжительного роста они сами приступают к такому же размножению. Имеется и половой процесс. У большинства видов одноклеточных вольвококсовых он изогамный. Гаметы образуются внутри материнской клетки так же, как зооспоры, но в большем количестве (32—64) и соответственно меньших размеров (рис. 67, А, Б).

У некоторых одноклеточных вольвококсовых наблюдается гетерогамия и даже оогамия. Так, у *Chlamydomonas braunii* русский ботаник И. Н. Горожанкин описал гетерогамный половой процесс, при котором крупные женские гаметы, образующиеся в материнской клетке в числе четырех, сливаются с мелкими мужскими гаметами, возникающими в клетке в числе восьми (рис. 67, В). Оогамия также впервые описал И. Н. Горожанкин у *Ch. coccifera*. У этого вида одни клетки теряют жгуты и превращаются в неподвижные яйцеклетки, в других клетках формируется большое количество мелких двужгутиковых мужских гамет, которые и оплодотворяют яйцеклетки (рис. 67, Г, Д, Е). Позднее оогамный половой процесс наблюдался еще у нескольких видов одноклеточных вольвококсовых — *Chlorogonium oogamum*, *Carteria iyengarii* и некоторых других.

У многих видов хламидомонады наблюдается гетероталлизм, т. е. половой процесс возможен только при смешении «+» и «—» гамет и начинается с образования групп — агрегации (скопления) гамет противоположных знаков. Если гаметы одного знака движутся беспорядочно, равномерно заполняя все поле зрения, то при добавлении в такую каплю гамет противоположного знака в поле зрения появляются отдельные скопления гамет — группы. В группах гаметы сначала склеиваются попарно своими жгутиками, после чего активизируется автолитическая система клеток, растворяющая стенки гамет (гаметы вольвококсовых в отличие от голых гамет большинства водорослей имеют стенку). Только гаметы, освободившиеся от своих клеточных стенок,

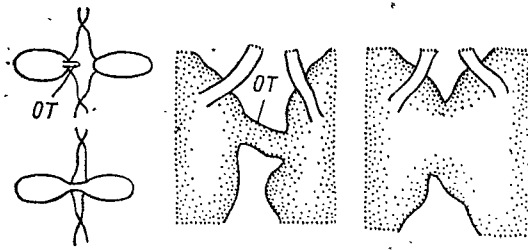


Рис. 68. *Chlamydomonas reinhardtii*.
Соединение гамет посредством оплодотворяющей трубки (от)

сливаются, образуя зиготы. Некоторые вещества, ингибирующие автолиз клеточных стенок гамет хламидомонады, подавляют и образование зигот, так как половой процесс не происходит. Как показали электронно-микроскопические исследования, у некоторых видов (*Chlamydomonas reinhardtii*) гаметы соединяются посредством оплодотворяющей трубки (вырастающей от переднего конца между жгутиками одной из сливающихся гамет, рис. 68),

у других видов такая трубка отсутствует. Таким образом, агглютинация жгутиков, активация автолитической системы и автолиз клеточных стенок гамет, слияние протопластов представляют собой последовательные этапы в половом процессе хламидомонад.

Вскоре после соединения голых протопластов гамет вокруг них образуется новая клеточная оболочка и их ядра сливаются, формируя диплоидное копуляционное ядро зиготы.

В последние годы с помощью электронного микроскопа удалось проследить дальнейшее поведение пластид после копуляции гамет. Зиготы получались в результате скрещивания дикой исходной формы *Ch. reinhardtii*, хлоропласты которой плотно заполнены стопками тилакоидов с желтым мутантом, имеющим пластиду, совершенно лишенную тилакоидов. Таким образом, благодаря четким различиям в структуре пластид обеих родительских форм можно было проследить их дальнейшее поведение после копуляции гамет. После слияния клеток и ядер наблюдалось слияние пластид: в основании пластид в участке, близком к пиреноиду, возникал тонкий мостик, а затем пластиды сливались. Сначала в слившемся хлоропласте зиготы можно различить две морфологически различающиеся части: одна часть с развитыми тилакоидами от хлоропласта дикого типа, другая часть без тилакоидов, принадлежащая пластиде желтого мутанта. Позднее в хлоропласте зиготы уже не удастся различить частей родительских пластид: мем-

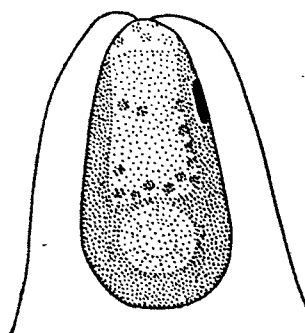


Рис. 69. *Dunaliella*.
Вегетативная особь

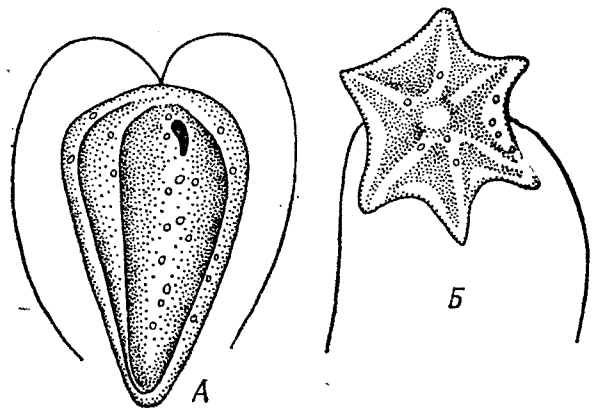


Рис. 70. *Asteromonas*. А — клетка сбоку;
Б — клетка с полюса

бранные структуры — тилакоиды хлоропласта дикого типа равномерно распределяются по всему хлоропласту зиготы. При прорастании зиготы до мейоза хлоропласт делился на четыре части, и образовавшиеся молодые зооспоры все имели хроматофоры дикого типа.

Ряд одноклеточных вольвоксовых в отличие от хламидомонады и близких к ней родов характеризуется отсутствием клеточной стенки. Так, род дуналиелла (*Dunaliella*, рис. 69), встречающийся в соленых озерах с высокой концентрацией солей, по форме клетки и внутреннему строению очень похож на хламидомонаду: тот же хроматофор в виде чаши, в утолщенном дне которой находится пиреноид, ярко-красный глазок, ядро, от переднего конца клетки отходят два жгута. Клетки дуналиеллы голые, одетые только цитоплазматической мембраной. Кроме того, у солоноводных видов дуналиеллы в протопласте отсутствуют пульсирующие вакуоли.

В соленых озерах часто вместе с дуналиеллой встречается другой род — астеромонас (*Asteromonas* = *Stephanoptera*), характеризующийся, как и дуналиелла, голыми клетками обратнойцевидной или конусовидной формы. Клетка имеет шесть выступов или ребер, проходящих по всей длине тела, поэтому при рассматривании с полюса она выглядит как шестилучевая звезда (рис. 70). От переднего конца клетки отходят два жгутика. Как дуналиелла, так и астеромонас размножаются в основном продольным делением клеток. Известен и половой процесс в виде хологамии, когда копулируют клетки, внешне не отличающиеся от вегетативных.

У многих вольвоксовых клетки, имеющие строение хламидомонады или гематококка, соединяются в подвижные ценобии неодинаковой формы, состоящие из различного числа клеток. Из ценобиальных представителей вольвоксовых чаще всего встречаются роды гониум (*Gonium*), пандорина (*Pandorina*), эвдорина (*Eudorina*), вольвокс (*Volvox*).

Гониум образует пластинчатые колонии из клеток, расположенных в один слой. У наиболее широко распространенного вида *Gonium pectorale* (рис. 71, А) колонии состоят из 16 клеток, которые соединяются оттянутыми концами своих стенок, образуя пластинку или таб-

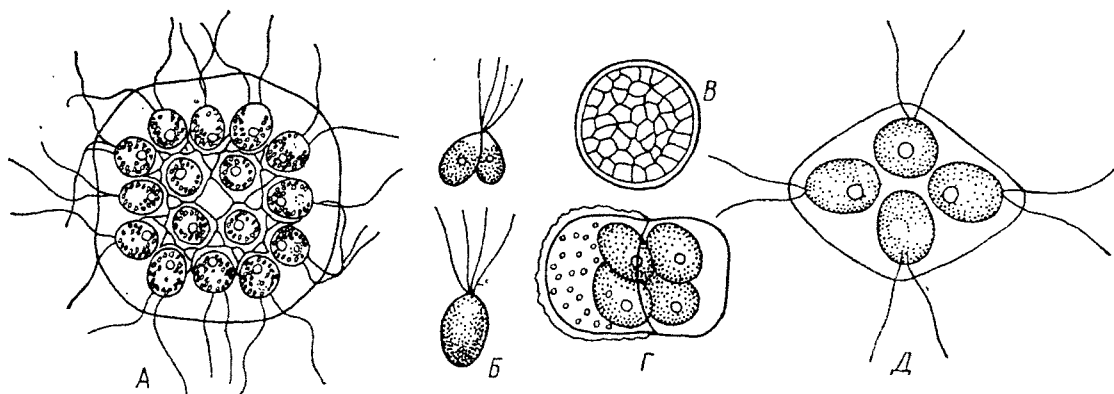


Рис. 71. *Gonium pectorale*. А — ценобий; Б — копуляция гамет; В — зигота; Г, Д — прорастание зиготы

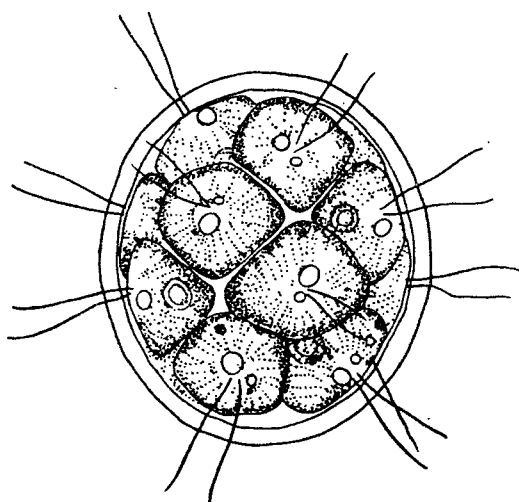


Рис. 72. *Pandorina morum*.
Ценобий

личку, окруженную снаружи бесцветной слизью. Клетки в этом пластинчатом ценобии ориентированы таким образом, что все передние концы, несущие жгутики, обращены в одну сторону.

У остальных перечисленных родов ценобиальных вольвоксовых колонии представляют собой слизистые эллипсоиды или сферы, по периферии которых в один слой располагается различное (в зависимости от рода и вида водоросли) число клеток.

У пандорины и эвдорины ценобии микроскопически мелкие, образованы клетками, имеющими строение хламидомонады.

Повсеместно встречающийся вид *Pandorina morum* представляет собой слизистый эллипсоид, по периферии которого под плотным слоем слизи (инволюкрумом) располагаются 16 клеток. Клетки лежат в общем инволюкруме очень тесно, давят друг на друга, вследствие чего имеют граненую форму (рис. 72), и только часть их поверхности, обращенная кнаружи, выпуклая. Общая полость колонии очень мала.

У эвдорины (рис. 73, А) эллиптические ценобии крупнее, также слизистые, в которых по периферии располагается большее число клеток (32—64), свободно лежащих в слизи. Центр ценобия занят жидкой слизью. Жгутики, отходящие от передних, направленных к периферии ценобия концов клеток, проходят сквозь одевающую всю колонию плотную слизистую обертку через находящиеся в ней тонкие каналы и работой своих свободных частей приводят колонию в движение.

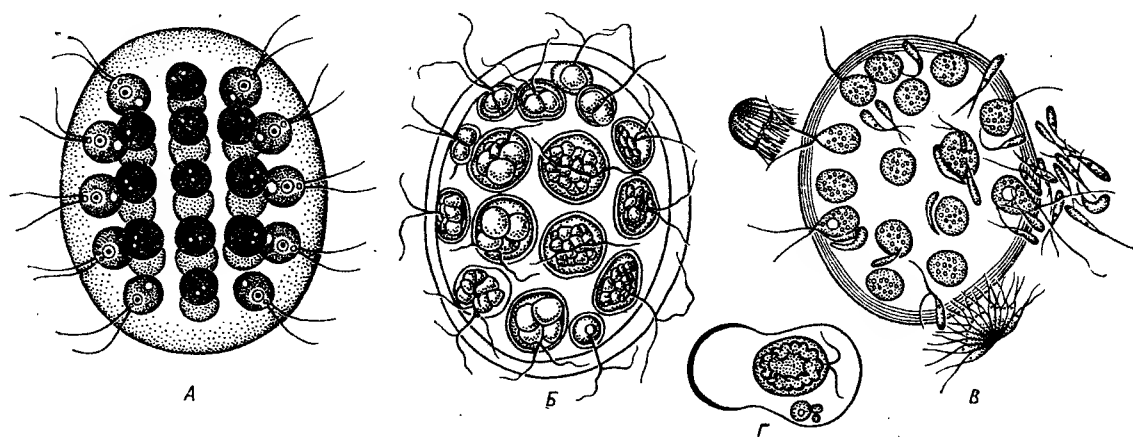


Рис. 73. *Eudorina elegans*. А — ценобий; Б — развитие дочерних колоний внутри клеток материнской; В — оплодотворение; Г — прорастание зиготы: одна нормальная зооспора и три abortивные (справа)

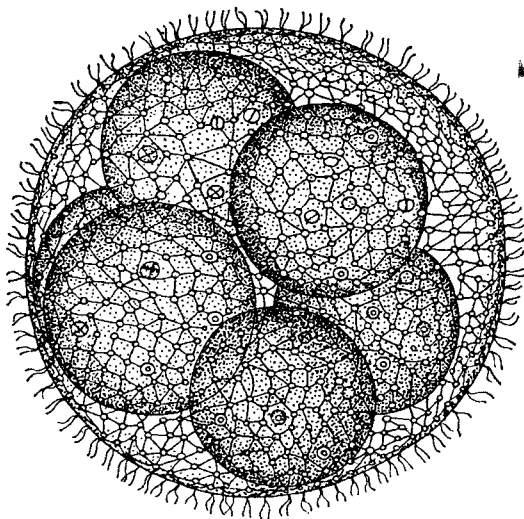


Рис. 74. *Volvox aureus*. Дочерние шары внутри материнского

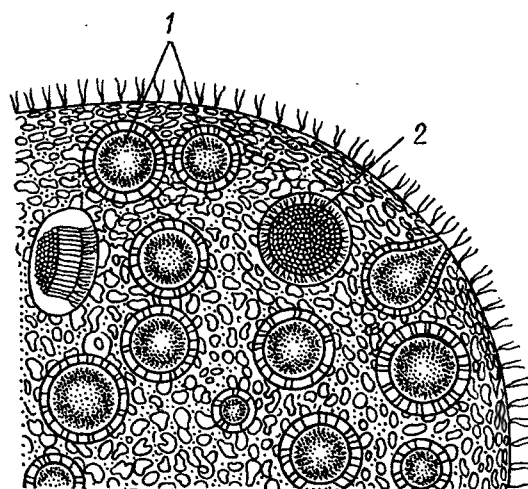
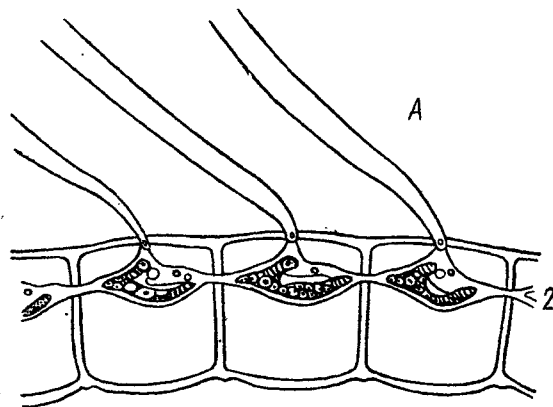
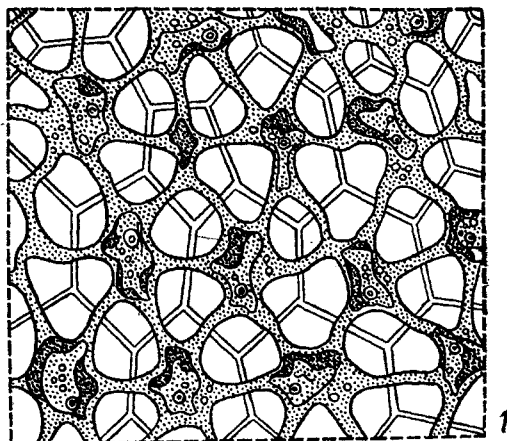


Рис. 75. *Volvox globator*. А — строение стенок шара с поверхности (1) и в разрезе (2); Б — колония с яйцеклетками (1) и сперматозоидами (2)

Гониум, пандорина, эвдорина, как и одноклеточные представители вольвоксовых, при постепенном подсыхании могут переходить в пальмеллевидное состояние. В таком состоянии эти водоросли размножаются и при культивировании на твердых (агаризированных) питательных средах. При перенесении в жидкие среды клетки вырабатывают жгутики и выходят из слизи в виде зооспор, которые развиваются в соответствующие ценобии.

Наиболее высоко организован вольвокс (рис. 74). Он представляет собой крупный, достигающий 2—3 мм в диаметре шар, одетый тонким

инволюкрумом, под которым по периферии шара в один слой располагаются клетки. Число их колеблется от 500 до 60 000. Внутренняя полость шара занята жидкой слизью. Отдельные клетки ценобия вольвокса построены по тому же типу, что и клетки гематококка, т. е. внутренние слои стенки с возрастом очень сильно ослизняются, в результате чего протопласт каждой клетки значительно удален от самого наружного, не ослизненного слоя стенки. Более плотные наружные стенки соседних клеток, соприкасаясь, образуют полигональный узор, иногда хорошо видимый, если смотреть на ценобий с поверхности. Протопласты же соседних клеток раздвинуты далеко друг от друга. От протопласта, занимающего центр клетки, в одной плоскости, параллельной поверхности всей колонии, по радиусам отходят более или менее многочисленные цитоплазматические отростки, проходящие сквозь ослизненные внутренние слои стенки до самых наружных плотных слоев стенки (рис. 75, А). Цитоплазматические отростки соседних клеток соответствуют друг другу и связаны между собой плазмодесмами. У одних видов (*Volvox globator*) эти отростки толстые, грубые, в них заходят лопасти хроматофора; при рассматривании таких ценобиев с поверхности протопласты кажутся звездчатыми (рис. 75, А). У других видов (*V. aureus*) цитоплазматические отростки тонкие, едва различимые. В оптическом разрезе клетки или сильно сжаты, конической формы (*V. globator*), или более или менее округлых очертаний (*V. aureus*) и на наружной поверхности несут по два жгутика, выходящих наружу через каналцы в инволюкруме.

При бесполом размножении ценобиальных вольвоксовых образуются дочерние колонии. При этом протопласт клеток претерпевает продольные деления, формируя полный комплекс клеток будущего ценобия, после освобождения которого дальнейшие деления клеток прекращаются до наступления новой репродуктивной фазы. Например, бесполое размножение гониума происходит следующим образом: ценобий теряет подвижность, и содержимое каждой клетки делится в продольном направлении последовательно на две, четыре, восемь и, наконец, 16 частей с образованием пластинки; каждая клетка вырабаты-

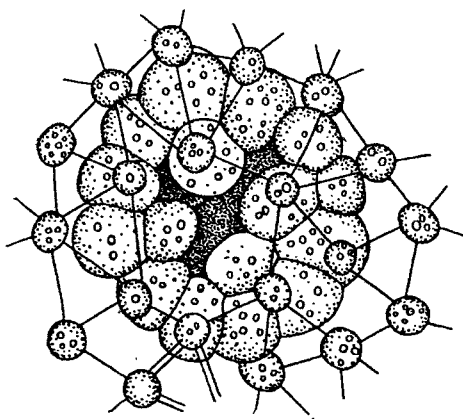


Рис. 76. *Volvox aureus*. Молодая дочерняя сфера с незамкнутым отверстием

тывает жгутики. Таким образом, внутри стенки материнской клетки формируется новый ценобий, отличающийся от материнского только меньшими размерами. При ослизнении стенки материнских клеток дочерние ценобии освобождаются, и на месте одной 16-клеточной колонии образуются 16 новых ценобиев. Они растут только за счет увеличения размеров клеток, но не их числа. После некоторого периода роста дочерние ценобии снова приступают к бесполому размножению.

При бесполом размножении родов, имеющих сферические ценобии (*Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox* и др.), содержимое клетки, приступающей к образованию

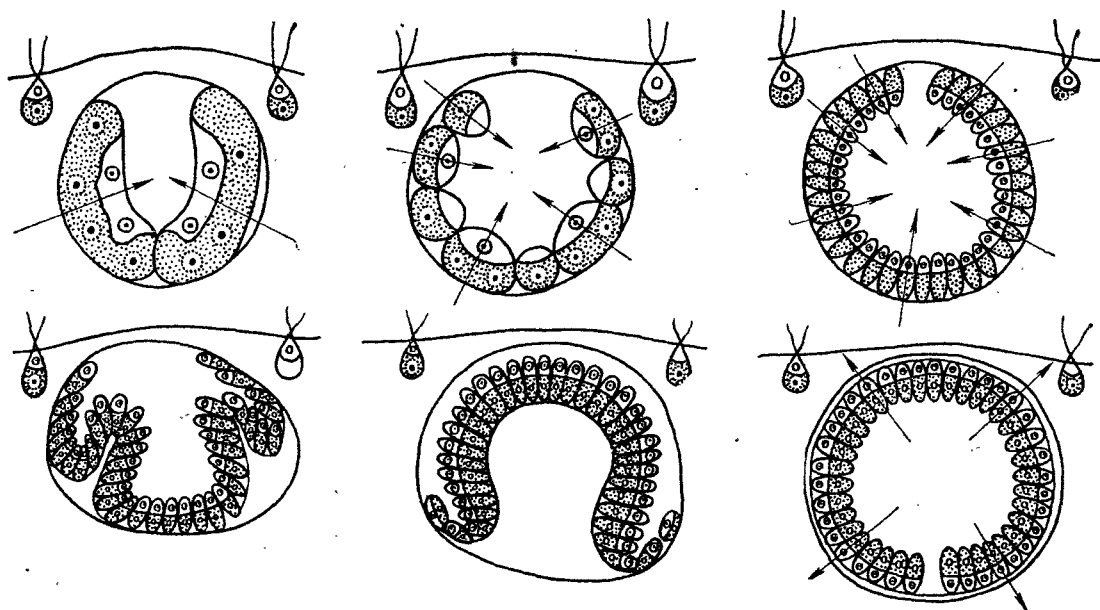


Рис. 77. *Volvox globator*. Развитие дочернего шара, стрелки указывают полярность клеток (подробное объяснение в тексте)

молодой колонии, также несколько отстает от стенки и делится продольными перегородками последовательно на две, четыре, восемь и 16 частей (рис. 73, Б). Стадия 16-клеточной пластинки из-за своего сходства с гониумом получила название гонической. Дальнейшие продольные деления, в результате которых устанавливается определенное для каждого рода и вида число клеток, сопровождаются загибом краев получившейся клеточной пластинки (гонического состояния) до тех пор, пока не образуется полая сфера с маленьким незамыкающимся отверстием, направленным к наружной поверхности родительского ценобия (рис. 76). На этой стадии клетки ориентированы таким образом, что их передние концы, на которых должны возникнуть жгутики, направлены к центру сферы. Нормальная ориентировка клеток с передними концами, направленными наружу, достиг-

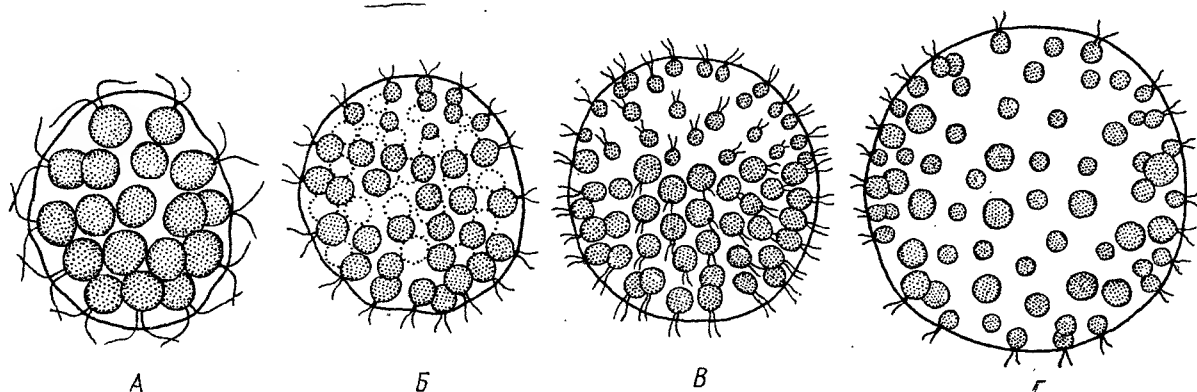


Рис. 78. Постепенная стерилизация клеток колоний у разных вольвоксовых. А — *Eudorina elegans*; Б — *E. indica*; В — *Pleodorina californica*; Г — *P. sphaerica*. Более мелкие клетки чисто соматические, не способные к размножению

гается путем полного выворачивания наизнанку незамкнутой сферы, и только после этого ее отверстие замыкается. Клетки образуют жгутики, и получается маленький сферический ценобий (рис. 77).

У видов гониума, пандорины и одного вида эвдорины (*E. elegans*) все клетки, составляющие ценобий, могут образовывать дочерние ценобии при бесполом размножении и гаметы при половом. У остальных видов эвдорины и у рода плевдорина (*Pleudorina*), отличающегося от эвдорины большими размерами сферических колоний, сложенных из 128 клеток, можно проследить постепенную стерилизацию клеток колоний: часть клеток ценобия, обычно передних, в числе четырех, двенадцати, половины или даже больше теряют способность к образованию дочерних колоний (рис. 78). Наиболее резко такая дифференциация клеток колонии на чисто вегетативные и репродуктивные выражена у вольвокса, где из громадного числа клеток, составляющих колонию, к образованию дочерних колоний способны очень немногие (8—10). Клетки вольвокса, способные давать дочерние колонии, носят специальное название гонидии.

Половой процесс у ценобиальных вольвоксовых, как и у одноклеточных, различается по форме: у гониума и пандорины наблюдается изогамия, у эвдорины — гетерогамия, у вольвокса — оогамия.

У гониума в каждой клетке образуется по 16 гамет, которые выходят в воду, где и копулируют. У пандорины гаметы образуются в результате распада молодых колоний на отдельные клетки, функционирующие как гаметы. Эвдорина (*Eudorina elegans*) — форма двудомная, т. е. можно различить колонии женские и колонии мужские. В женских колониях клетки непосредственно превращаются в крупные, снабженные жгутиками гаметы, которые, однако, неподвижны и остаются в слизи женской колонии (ввиду неподвижности женских гамет половой процесс эвдорины часто считают оогамией). В мужских колониях в результате продольных делений клеток возникают пучки вытянутых двухжгутиковых сперматозоидов, которые выходят наружу и плавают в воде. Вступив в контакт с женским ценобием, пучки распадаются на отдельные сперматозоиды, которые проникают в слизь женской колонии и оплодотворяют женские клетки (см. рис. 73, В). У вольвокса половой процесс оогамный. Содержимое мужских клеток — антеридиев — делится с образованием пучков двухжгутиковых желтоватых сперматозоидов (см. рис. 75, Б). Содержимое женских клеток — оогониев — превращается в одну крупную яйцеклетку.

Формирующаяся в результате полового процесса зигота одевается толстой многослойной стенкой и у всех вольвоксовых переходит в состояние покоя. При ее прорастании редуccionно делится диплоидное копуляционное ядро, образуя четыре гаплоидных ядра и, как правило, четыре зооспоры. Так, у многих видов хламидомонады зигота прорастает с образованием четырех зооспор. У гониума (*Gonium pectorale*) при прорастании зиготы возникает маленькая четырехклеточная ювенильная колония (см. рис. 71, Г, Д). Из каждой клетки такой колонии при дальнейшем бесполом размножении формируется уже 16-клеточная колония, типичная для этого вида. В других случаях не все из четырех ядер, образующихся в результате редуccionного деления, ос-

таются жизнеспособными, часть их дегенерирует. Например, у пандорины, эвдорины при прорастании зиготы остается только одно жизнеспособное ядро и соответственно развивается только одна жизнедеятельная зооспора. То же наблюдается при прорастании зигот у некоторых видов вольвокса (см. рис. 73, Г).

Цитологических исследований редукционного деления ядра в прорастающей зиготе сравнительно немного (например, у вольвокса). Гораздо больше косвенных доказательств такого деления получено с помощью генетического анализа зооспор, образующихся при прорастании зиготы. Так, А. Пашеру удалось скрестить два вида хламидомонад, различающихся по строению вегетативных клеток и зигот. Получившиеся в результате скрещивания зиготы имели строение, промежуточное между зиготами родительских видов. При прорастании таких гибридных зигот в каждой образовалось по четыре зооспоры. Они были изолированы, и при дальнейшем их бесполом размножении были получены четыре культуры, из которых две оказались тождественными с одним из родительских видов, а две другие — с другим. Этот опыт показал, что разъединение признаков гибрида наблюдается при прорастании зиготы, согласно же цитогенетическому учению такое разъединение происходит при редукционном делении диплоидного ядра. Еще больше аналогичных данных получено относительно разделения полов у раздельнополых, или гетероталлических, форм.

Экспериментальное изучение полового процесса многих вольвоксовых показало, что среди них есть обоеполые, или гомоталлические, виды и раздельнополые, или гетероталлические. Пример первых (гомоталлических) — многие виды хламидомонады и вольвокса: у них половой процесс может происходить в культуре, полученной из одной особи, размножившейся бесполом путем. Такие культуры называют клонами. Таким образом, у гомоталлических форм половой процесс возможен в пределах одного клона. У некоторых видов хламидомонады, гониума, пандорины, эвдорины, дуналиеллы половой процесс в пределах одного клона невозможен, так как все особи в пределах клона тождественны в половом отношении. Половой процесс наступает только при соединении особей, неодинаковых в половом отношении, из разных клонов. Такие формы называют гетероталлическими. Для них в ряде случаев было показано, что разъединение половых свойств происходит в момент прорастания зиготы. Для гониума (*Gonium pectorale*) это было продемонстрировано опытами Е. Шрейбера. Он изолировал четырехклеточные колонии, развивающиеся при прорастании зиготы (рис. 71, Г, Д). В каждой клетке такой колонии через несколько дней формировалась нормальная 16-клеточная колония. Каждая из четырех первых вегетативных колоний также изолировалась и служила для получения клона. Таким образом, Шрейбер выделил четыре клона из четырех клеток, образовавшихся в прорастающей зиготе. Попарное смешение этих клонов позволило установить, что два из них относятся к одному полу, два — к другому. Ввиду изогамии гониума особи противоположного пола обозначаются как «+» и «—». В той и другой паре при смешении половая реакция не наступает, копуляция наблюдается лишь при соединении особей разного пола: «+» и «—». Таким обра-

зом, у гониума уже при прорастании зиготы оба пола устанавливаются в равном числе. Разделение полов в момент прорастания зигот — косвенное доказательство редукционного деления: при этом одни ядра получают потенцию одного пола (+), другие — потенцию противоположного пола (—). При дальнейшем бесполом размножении знак пола не меняется. Определение пола в момент прорастания зиготы, связанное с редукционным делением, называется *генотипическим*¹ (или гаплогенетическим). У гомоталлических обоеполых видов при прорастании зиготы тоже имеет место редукционное деление (например, у вольвокса это было доказано цитологически), но оно не влечет за собой разделения полов. Выходящие из зиготы зооспоры потенциально несут оба пола, и лишь в их потомстве наступает половая дифференцировка, которая не связана с редукционным делением и больше определяется внешними условиями. Такое определение пола называется *фенотипическим* (или физиологическим).

* * *

Дуналиелла, астеромонас (представители семейства *Dunaliellaceae*) — обитатели соленых вод. Они приспособились к перенесению любых концентраций солей, однако область концентраций, при которых клетки не только остаются живыми, но и размножаются, очень мала и резко ограничена для каждого вида. Известны и некоторые виды хламидомонад, которые встречаются в соленых озерах с очень высокой концентрацией солей. Среди колониальных вольвоксовых есть и некоторое количество морских форм (например, *Oltmansiella*). Однако подавляющее большинство вольвоксовых — пресноводные организмы. Колониальные вольвоксовые иногда встречаются в мелких лужах вместе с хламидомонадами, но чаще обитают в более крупных постоянных водоемах с чистой водой без каких-либо значительных органических загрязнений. Многие виды хламидомонад также приурочены к чистым водам, однако ряд видов живет в воде, сильно загрязненной органическими веществами. Таковы *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Ch. monadina*, *Ch. reinhardtii*. Экспериментальные исследования этих видов в чистых культурах показали, что лучше всего они растут на средах с добавлением органических веществ: если в среде в качестве источников углерода присутствуют сахара, то возможен их рост в темноте. Наилучшим источником азота оказались аминокислоты.

Ch. ehrenbergii и некоторые другие виды, отчасти перейдя к сапротрофному питанию, не утратили способности к фотосинтезу, т. е. питание таких видов миксотрофное (смешанное). У многих других вольвоксовых, которые приобрели способность к питанию органическими веществами, фотосинтез оказался утраченным. Эти сапротрофные формы встречаются в сильно загрязненных органическими веществами водах. При переходе от авто- к гетеротрофному питанию ассимиляционный аппарат этих форм претерпел более или менее полную редук-

¹ Генотипическое определение пола было установлено В. Лерхе у *Dunaliella salina*.

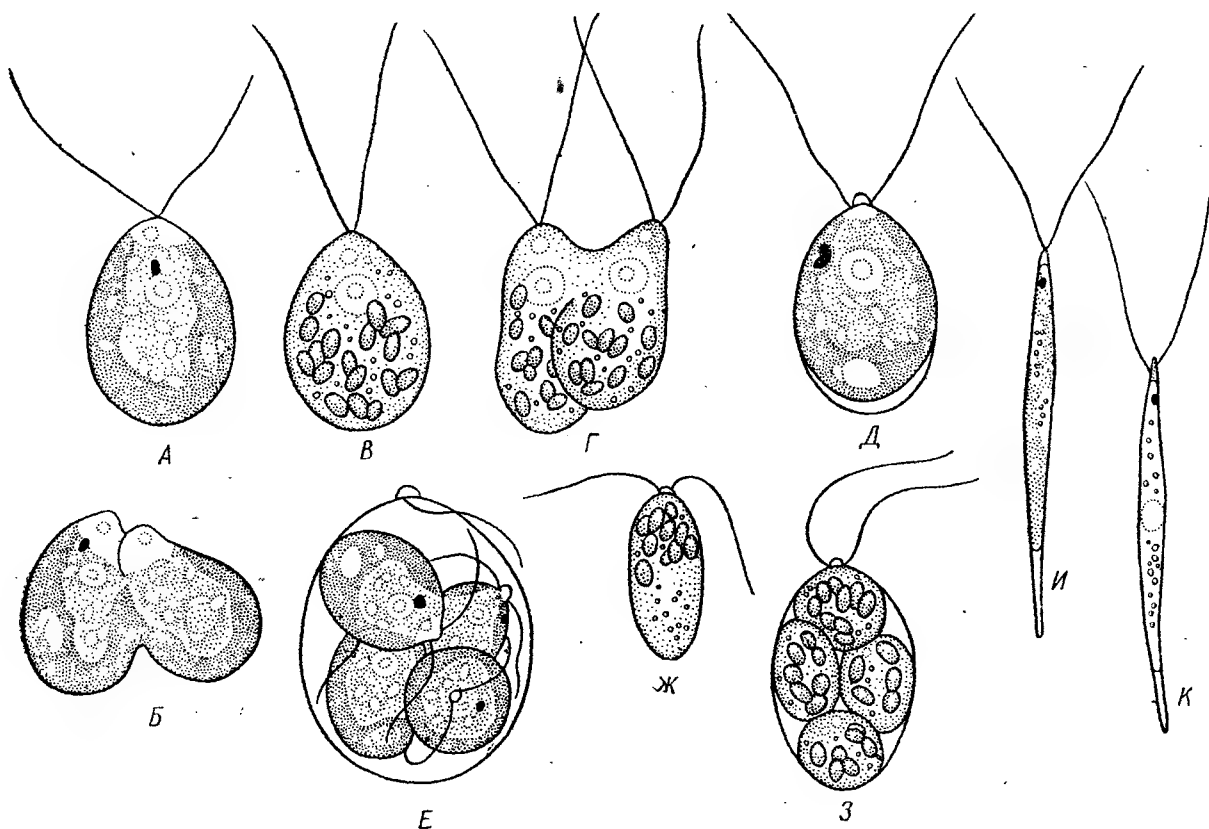


Рис. 79. Параллельные ряды окрашенных и бесцветных форм среди вольвоксовых, А, Б — *Dunaliella* (А — вегетативная особь, Б — продольное деление клетки); В, Г — *Hyaliella* (В — вегетативная особь, Г — размножение посредством продольного деления клетки); Д, Е — *Chlamydomonas* (Д — вегетативная особь, Е — зооспорообразование); Ж, З — *Polytoma* (Ж — вегетативная особь, З — зооспорообразование); И — *Chlorogonium*; К — *Hyalagonium*

цию. Таким образом возникли бесцветные, полностью лишенные хроматофоров и хлорофилла формы. Бесцветные формы известны и в других порядках водорослей, но у вольвоксовых особенно наглядно можно продемонстрировать параллельные ряды окрашенных и бесцветных форм (рис. 79). Так, формой, параллельной дуналиелле (рис. 79, А, Б), отличающейся от нее только отсутствием хроматофора, будет род *Hyaliella*. Оба эти рода характеризуются голыми двужгутиковыми клетками, размножающимися продольным делением (рис. 79, В, Г). Род *Polytoma* (рис. 79, Ж, З) отличается от *Chlamydomonas* (рис. 79, Д, Е) отсутствием хлорофилла. Аналогичным образом различаются роды *Chlorogonium* (рис. 79, И) и *Hyalagonium* (рис. 79, К).

Порядок тетраспоровые — Tetrasporales

К вольвоксовым очень близок порядок тетраспоровых (нередко рассматриваемый как семейство Tetrasporaceae в порядке вольвоксовых), характеризующийся пальмеллоидным типом строения таллома.

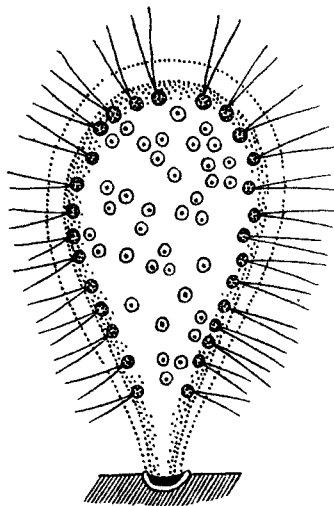


Рис. 80. *Apiocystis*. Общий вид колонии

Представителями могут служить роды апиоцистис (*Apiocystis*) и тетраспора (*Tetraspora*). Таллом апиоцистиса представлен грушевидными слизистыми колониями, прикрепленными к другим водорослям (рис. 80). У тетраспоры мешковидные, нередко бесформенные, крупные, видимые невооруженным глазом слизистые колонии. В слизи как у апиоцистиса, так и у тетраспоры находятся клетки, по строению весьма напоминающие хламидомонаду. Каждая клетка несет по два неподвижных жгутикоподобных отростка — псевдоцилии. Электронно-микроскопическое исследование показало, что эти структуры — производные жгутиков. Их базальные тельца и корни почти идентичны с таковыми хламидомонады; переходная зона имеет звездчатый узор, характерный для жгутиков зеленых водорослей. Однако свободная часть органеллы не имеет центральных микротрубочек и В-трубочки периферических дублетов большей частью очень коротки. Таким образом, под мембраной псевдоцилий микротрубочки (микрофибриллы) имеют расположение 9—0 вместо характерного для типичных жгутиков (9—9)+2. Каждая клетка колонии апиоцистиса и тетраспоры может превратиться в зооспору, при этом вместо псевдоцилий вырабатываются два настоящих жгутика. Зооспоры выходят из слизи и после некоторого периода подвижности прорастают, образуя новые колонии. Наблюдается и половой процесс в виде изогамии.

Порядок хлорококковые, или протококковые, — *Chlorococcales-Protococcales*

Этот порядок объединяет коккоидные формы: одноклеточные, колониальные и ценобиальные.

Клетка большинства хлорококковых имеет то же строение, что и у вольвоксовых: в цитоплазме, заполняющей всю полость клетки, располагаются парietальный, часто чашевидный хроматофор с пиреноидом, одно ядро, отсутствуют жгутики, стигма и сократительные вакуоли — атрибуты монадной организации. У сравнительно немногих представителей хлорококковых (например, у водяной сеточки — гидродикциона) клетка содержит крупную центральную вакуоль, а цитоплазма с хроматофором и многочисленными ядрами занимает постенное положение.

Бесполое размножение — посредством зооспор и апланоспор (автоспор). У ценобиальных форм зооспоры и автоспоры обычно еще внутри оболочки материнской клетки слагаются в дочерние ценобии, которые, как и у вольвоксовых, растут только за счет увеличения размеров клетки, а число клеток остается постоянным.

Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. В зависимости от способа бесполого размножения — зооспорами или автоспорами — хлорококковые нередко делят на две большие группы; хлорококковые зоо-

споровые (*Chlorococcales zoosporinae*) и хлорококковые автоспоровые (*Chlorococcales autosporinae*). Каждая группа включает ряд семейств. Не приводя семейства, ознакомимся с некоторыми наиболее обычными представителями обеих групп.

Зооспоровые хлорококковые — *Chlorococcales zoosporinae*

Род хлорококк* (*Chlorococcum*, рис. 81) встречается в пресноводных водоемах, а также на почве, коре деревьев; входит в состав многих лишайников. Представлен шаровидными, микроскопически мелкими клетками, одетыми оболочкой. Клетки одноядерные или многоядерные, содержат чашевидный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами. Зооспоры вытянутые, двужгутиковые, образуются в клетке в количестве от восьми до 32 и освобождаются через разрыв в стенке материнской клетки. После некоторого периода движения зооспоры теряют жгутики, одеваются оболочкой и превращаются в новые шаровидные клетки, постепенно дорастающие до размеров материнской (рис. 81). Известен и половой процесс, заключающийся в слиянии двужгутиковых изогамет.

Род хлорохитриум (*Chlorochytrium*). Шаровидные, эллипсоидальные или неправильной формы крупные клетки живут в качестве эндوفитов в межклетниках высших растений (*Ceratophyllum*, *Elodea*, *Potamogeton*, *Rumex*, *Lychnis* и др.) и внутри таллома морских водорослей (*Polysiphonia*, *Porphyra*, *Gigartina* и др.).

Наиболее распространенный вид *Chlorochytrium lemnae* (рис. 82) живет в ряске (главным образом *Lemna trisulca*). Его крупные эллипсоидальные темно-зеленые многоядерные, одетые толстой слоистой оболочкой клетки помещаются в межклетниках ряски. У *Ch. lemnae*

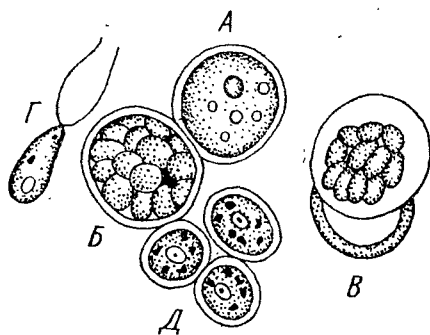


Рис. 81. *Chlorococcum*. А — взрослая клетка; Б — образование зооспор; В — выход зооспор из материнской клетки; Г — зооспора; Д — молодые особи

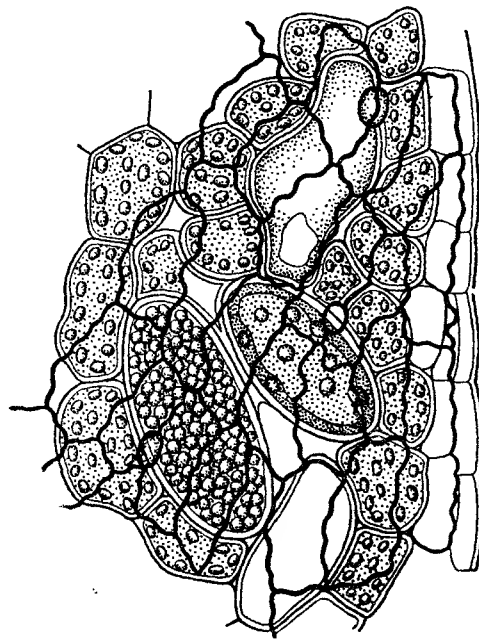


Рис. 82. *Chlorochytrium* в ткани ряски

известен только половой процесс¹. В результате последовательных делений в клетке образуется много (256) двужгутиковых гамет. Как показали исследования Л. И. Курсанова и его ученицы Н. М. Шемахановой, первое из этих делений редукционное. Через разрыв в стенке клетки и окружающей ткани гаметы выходят окруженные широким слизистым пузырем, внутри которого часто происходит и копуляция, хотя гаметы могут освобождаться из пузыря и до копуляции. Четырехжгутиковые зиготы (планозиготы) оседают на новые растения ряски, одеваются оболочкой и образуют трубковидный отросток, проникающий

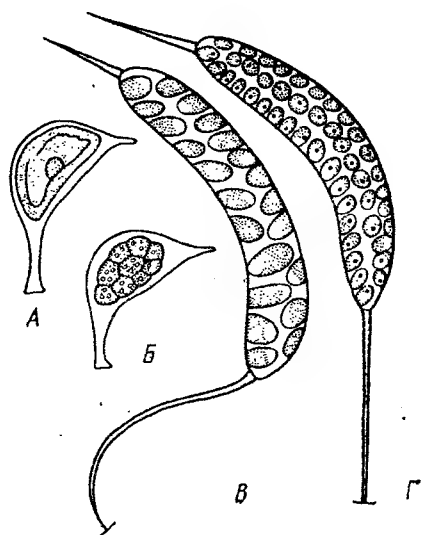
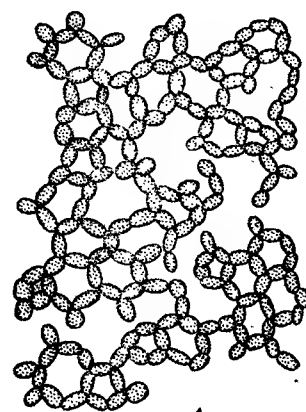
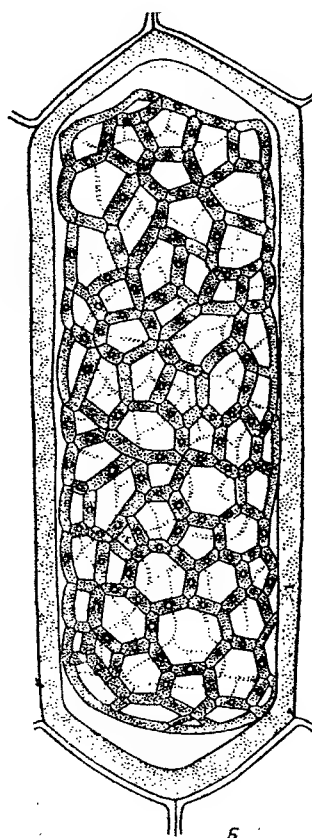


Рис 83. А, Б — *Characium sieboldii* (А — вегетативная особь, Б — образование зооспор), В, Г — *Ch. limneticum* (В — макрогаметангий, Г — микрогаметангий)

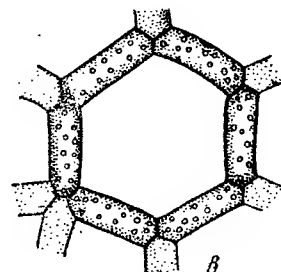
Рис. 84. А — *Hydrodictyon africanum*; Б — *H. reticulatum*, молодая сеточка внутри материнской клетки; В — часть молодой сеточки *H. reticulatum*



А



Б



В

¹ У других видов наблюдалось размножение зооспорами.

в хозяина или через устья, или между эпидермальными клетками. В одном из межклеточных пространств отросток вздувается в эллипсоидальную клетку, которая получает все содержимое планозиготы и медленно растет до наступления новой репродуктивной фазы. Как указывалось, мейоз у *Ch. lemnae* предшествует гаметогенезу; после слияния гамет восстанавливается диплоидная фаза. Таким образом, *Chlorochytrium* в отличие от остальных хлорококковых и большинства зеленых водорослей является диплонтом: гаплоидны только гаметы.

Поскольку хлорохитриум всегда содержит хлорофилл, он питается автотрофно, являясь лишь эндофитом. У близкого к нему рода родохитриум (*Rhodochytrium*), распространенного в Америке и обитающего в листьях наземных сложноцветных, эндофитизм развился в паразитизм, так как родохитриум совершенно утратил хлорофилл и питается за счет органических веществ растения, в межклетниках которого он развивается.

Род харациум (*Characium*, рис. 83, А) — одноклеточная эпифитная водоросль. Клетки овальные, удлинённые, веретеновидные, часто асимметричные, прикреплены к субстрату короткой ножкой, расширенной в маленький базальный диск. Размножение двужгутиковыми зооспорами (рис. 83, Б), освобождающимися через разрыв стенки материнской клетки. У некоторых видов наблюдался половой процесс — анизогамия. Клетки превращаются в макро- и микрогаметангии. Первые производят незначительное число крупных зеленых женских гамет, вторые развивают множество мелких желтовато-зеленых мужских гамет (рис. 83, В, Г). Копулируют всегда гаметы, различающиеся по размерам.

Род гидродикцион, или водяная сеточка (*Hydrodictyon*), — макроскопическая, достигающая 30 см и более ценобиальная водоросль. Цилиндрические или широкоовальные клетки соединяются концами большей частью по три, образуя сеть. У одних видов, например *H. africanum*, ценобии плоские, несколько загнутые у краев, — блюдцевидные (рис. 84, А); у других, например у широкораспространенной в водах, богатых азотом, *H. reticulatum*, сеть представляет собой замкнутый мешок (рис. 84, Б). Молодые клетки *H. africanum* цилиндрические, но с возрастом вздуваются, формируя огромные (до 1 см в диаметре) сферы, которые разъединяются и лежат в виде зеленых шариков на дне мелких водоемов, где этот вид встречается.

У *H. reticulatum* клетки цилиндрические, с заостренными концами, имеют крупную центральную вакуоль. Постенная цитоплазма содержит многочисленные ядра и сетчатый хроматофор с многочисленными пиреноидами (рис. 84, В). При бесполом размножении в клетке путем последовательного распада протопласта на более мелкие участки возникает много тысяч одноядерных двужгутиковых зооспор. Они движутся некоторое время внутри оболочки материнской клетки, затем вытягивают жгутики, выделяют собственную оболочку и соединяются, образуя маленькую дочернюю сеточку (рис. 84, Б), которая освобождается после разрыва стенки материнской клетки.

Как показали новейшие исследования с применением электронной

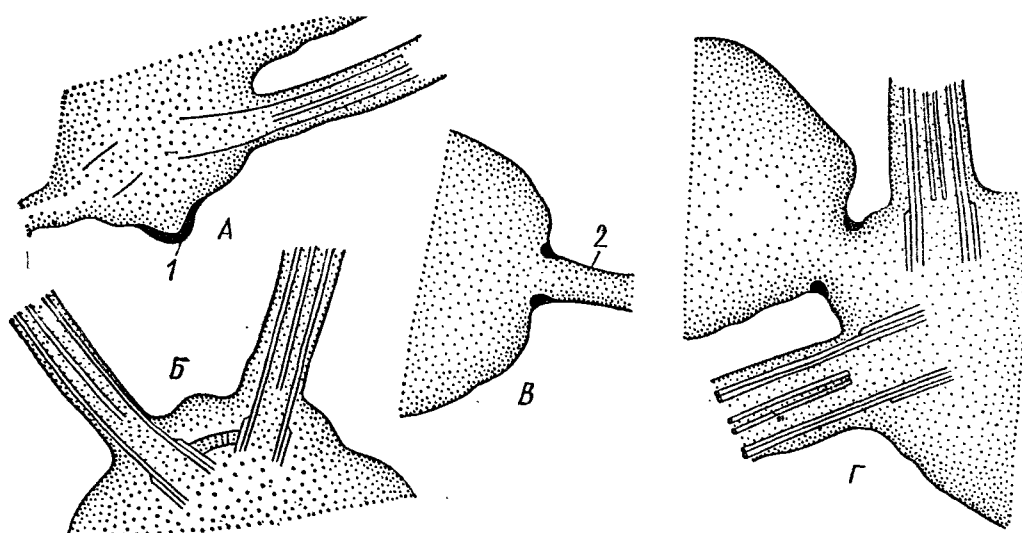


Рис. 85. *Hydrodictyon reticulatum*. А — гамета с полярной шапочкой (1); Б — гамета без полярной шапочки; В — гамета с полярной шапочкой дает оплодотворяющую трубку (2); Г — соединение гамет посредством оплодотворяющей трубки

микроскопии, зооспоры соединяются не в любом месте их поверхности, а лишь в тех участках, где под плазмалеммой располагаются микротрубочки. Зооспоры, подвергнутые действию колхицина — яда, разрушающего цитоплазматические микротрубочки, не объединяются в ценобий. Молодые сеточки растут только благодаря росту слагающих их клеток, причем число ядер в них увеличивается.

Половой процесс изогамный. Двужгутиковые изогаметы образуются так же, как зооспоры, но в большем числе и соответственно они мельче. Гаметы освобождаются через отверстие в стенке материнской клетки. *H. reticulatum* — форма однодомная (гомоталличная: даже гаметы, образовавшиеся в одной клетке, способны копулировать). У гидродикциона изогамия. Однако под электронным микроскопом удалось установить разницу в строении сливающихся гамет: одна из них на переднем конце между жгутиками несет электронно-плотную апикальную шапочку, другая такой шапочки лишена. Апикальная шапочка вытягивается в виде оплодотворяющей трубки, кончик которой и сливается с мембраной, находящейся между жгутиками гаметы без апикальной шапочки (рис. 85). Зигота одевается оболочкой, в ней накапливается жир, окрашенный гематоксиком в кирпично-красный цвет. Постепенно зигота увеличивается в размерах и переходит в состояние покоя, а затем прорастает, образуя четыре крупные двужгутиковые зооспоры, при этом ядро редукционно делится. Зооспоры, поплавав некоторое время, останавливаются, и каждая развивается в многоугольную клетку — полиэдр. Полиэдр разрастается, становится многоядерным, и содержимое его распадается на двужгутиковые зооспоры, которые слагаются в молодую зародышевую плоскую сеточку, освобождающуюся через разрыв оболочки полиэдра.

Полиэдры, оболочки которых несут отростки, а содержимое богато жировыми включениями, по-видимому, имеют значение для распространения водоросли: крупные зооспоры, освобождающиеся при прорастании зигот, малоподвижны и не могут выполнять эту функцию. Кроме того, полиэдры выносят высыхание, губительное для ценобия, и таким образом наряду с зиготой могут представлять покоящуюся стадию в жизненном цикле водяной сеточки.

Род педиаструм (*Pediastrum*), имеющий сходный с гидродикционом цикл развития, характеризуется микроскопически мелкими пластинчатыми колониями из разного, кратного двум, числа клеток (от четырех до 128). Клетки, во взрослом состоянии многоядерные, располагаются обычно концентрическими кругами вокруг одной центральной (рис. 86). Краевые клетки часто несут выросты стенки. Двужгутиковые зооспоры освобождаются через щель в стенке материнской клетки и окружены слизистым пузырем, внутри которого они сначала движутся во всех направлениях. Постепенно они располагаются в одной плоскости и образуют маленькую дочернюю колонию, позднее освобождающуюся.

Половой цикл педиаструма такой же, как у гидродикциона, и также включает стадию полиэдра.

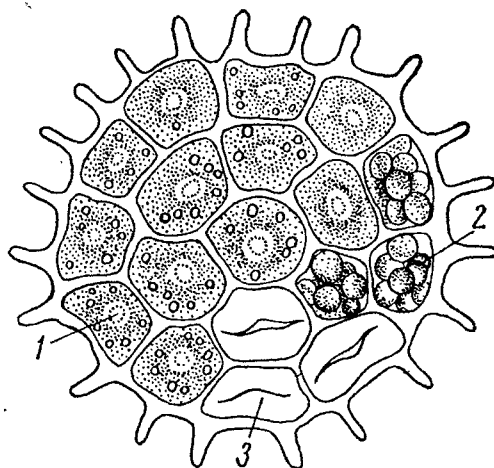


Рис. 86. Ценобий *Pediastrum*:
1 — вегетативные клетки, 2 — клетки с зооспорами, 3 — пустые клетки после выхода зооспор

Автоспоровые хлорококковые — *Chlorococcales autosporinae*

Род хлорелла (*Chlorella*, рис. 87, А) широко распространен в пресных водах, на сырой земле, коре деревьев и т. д. Шаровидные клетки одеты гладкой оболочкой, содержат обычно чашевидный хроматофор, одно ядро. При бесполом размножении содержимое клетки распадается на четыре или более частей — автоспор, которые еще внутри оболочки материнской клетки одеваются собственными оболочками. Освобождаются автоспоры после разрыва стенки материнской клетки (рис. 87, Б, В).

Недавние электронно-микроскопические исследования позволили обнаружить сложное строение клеточной стенки у некоторых видов хлореллы. Наружный трехслойный компонент стенки, образованный двумя электронно-плотными зонами, заключающими электронно-прозрачную центральную зону, содержит спорополленин — чрезвычайно устойчивое к действию различных ферментов вещество, встречающееся в пыльцевых зернах и спорах высших растений. Внутренний, более толстый компонент содержит целлюлозные микрофибриллы¹. При авто-

¹ У ряда видов хлореллы в оболочке находится только микрофибриллярный слой, а трехслойный наружный компонент из спорополленина отсутствует.

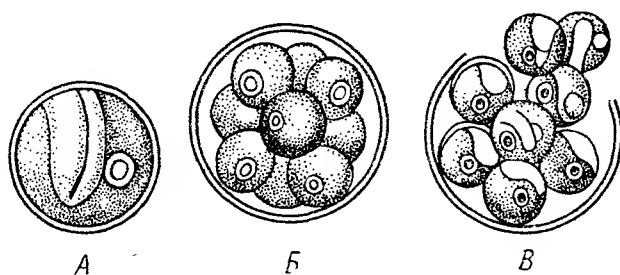


Рис. 87. *Chlorella*. А — вегетативная клетка; Б, В — образование и выход автоспор

спорообразовании компоненты стенки развиваются следующим образом. Кнаружи от цитоплазматических мембран (плазмалемм) автоспор, заключенных еще в оболочку материнской клетки, появляется первый предшественник клеточной стенки в виде мелких трехслойных изогнутых дисков. Эти диски увеличиваются в числе и размерах, пока краями не со-
 лются, образуя вокруг автоспоры сплошной трехслойный наружный компонент, в котором откладывается спорополленин. Как только сформировался сплошной трехслойный наружный компонент стенки автоспор, начинается растворение внутренней микрофибриллярной части стенки материнской клетки, и между образовавшимся трехслойным чехлом и цитоплазматической мембраной автоспоры откладывается микрофибриллярный компонент стенки автоспор. Стенка материнской клетки, от которой остается только тонкий наружный спорополлениновый компонент, очень стойкий по отношению к химическим, но не механическим воздействиям, разрывается, и автоспоры освобождаются (рис. 88).

Другие, близкие к хлорелле роды характеризуются иной формой клеток, а также тем, что наряду с одиночно живущими клетками у них в результате неполного расхождения автоспор нередко возникают скопления клеток или колоний из неопределенного числа клеток. Таковы, например, роды анкистродесмус (*Ankistrodesmus*) и кирхнериелла (*Kirchneriella*). Первый с веретеновидными, прямыми или изогнутыми клетками (рис. 89, А), а второй — с полулунными или дуговидными клетками (рис. 89, Б).

Род эремосфера (*Eremosphaera*), обычный в сфагновых болотах, отличается очень крупными (до 150 мк) одиночными шаровидными клетками с

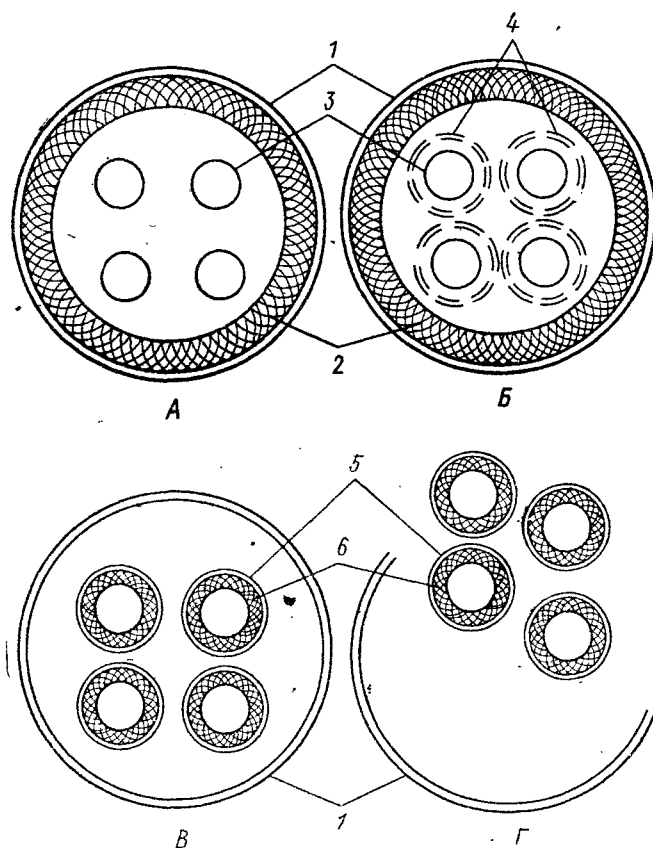


Рис. 88. *Chlorella*. Схема последовательного (А — Г) развития разных слоев стенки при автоспорообразовании:

1 — спорополлениновый слой материнской стенки, 2 — целлюлозный слой материнской стенки, 3 — цитоплазматическая мембрана автоспор, 4 — спорополлениновые диски автоспор, 5 — сплошная спорополлениновая стенка автоспор, 6 — целлюлозный слой стенки автоспор

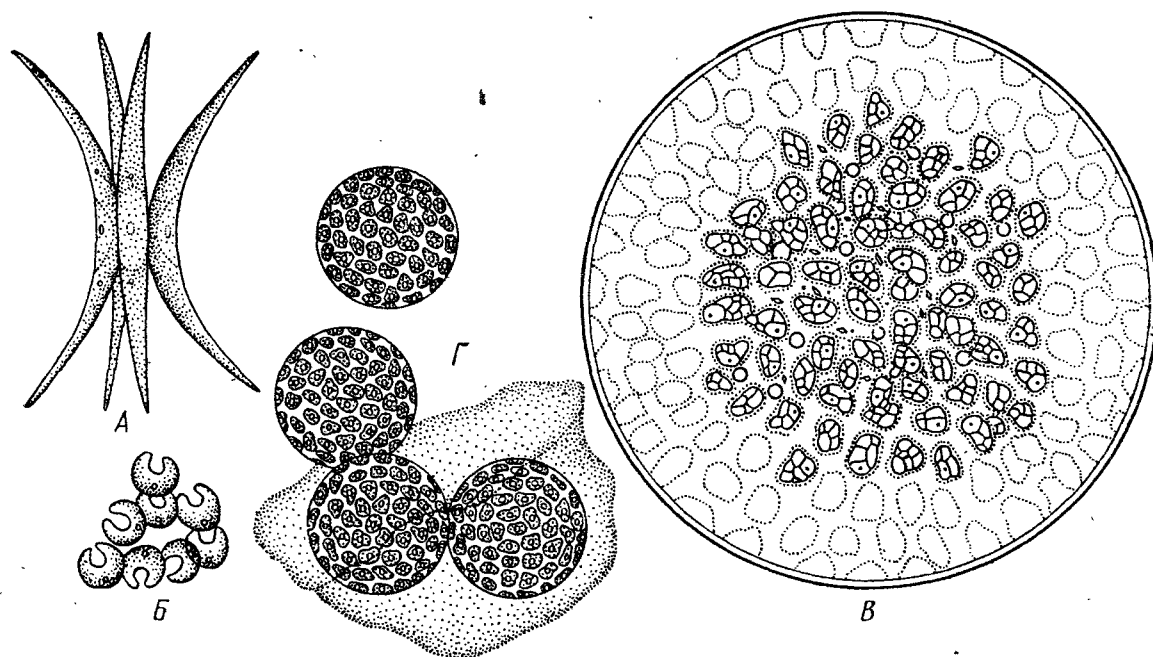


Рис. 89. Автоспоровые хлорококковые: А — *Ankistrodesmus*; Б — *Kirchneriella lunaris*; В, Г — *Eremosphaera viridis* (В — вегетативная клетка, Г — образование автоспор)

одним ядром и многочисленными дисковидными хроматофорами с пиреноидами (рис. 89, В). Автоспоры в числе двух или многих освобождаются через разрыв стенки. Сравнительно недавно, в 1967 г., у *E. viridis* в экспериментальных условиях наблюдался половой процесс: в одних клетках (оогониях) развивается одна яйцеклетка, в других (сперматогониях) в результате последовательных делений образуется от 16 до 64 двужгутиковых сперматозоидов. Внутри стенки оогония ооспора одевается скульптурированной оболочкой.

Оогамный половой процесс помимо эremosферы гораздо раньше наблюдался у родов голенкиния (*Golenkinia*), микрактиниум (*Micractinium*) и диктиосфеериум (*Dictyosphaerium*).

Род голенкиния (*Golenkinia*) представлен свободноживущими шаровидными клетками, стенки которых несут выросты в виде сплошных или полых щетинок (рис. 90, А). У близкого к голенкинии рода микрактиниум (*Micractinium*) снабженные щетинками шаровидные клетки соединены в колонии (рис. 90, Г). Не так давно единственным способом размножения голенкинии и микрактиниума, а также всех автоспоровых хлорококковых считалось образование автоспор. Полагали, что автоспоровые хлорококковые утратили в жизненном цикле подвижные жгутиковые стадии, так как бесполое размножение у них осуществлялось неподвижными автоспорами, а половой процесс никогда не наблюдался и считался утраченным. В 1937 г. русский ботаник А. А. Коршиков впервые наблюдал и описал оогамный половой процесс у новых описанных им видов *Golenkinia* (*G. longispina*, *G. solitaria*) и у *Micractinium pusillum*. В одних клетках протопласт делится с образованием 8—16 двужгутиковых сперматозоидов, в других клетках развивается по одной яйцеклетке. Стенка оогониальной клетки в

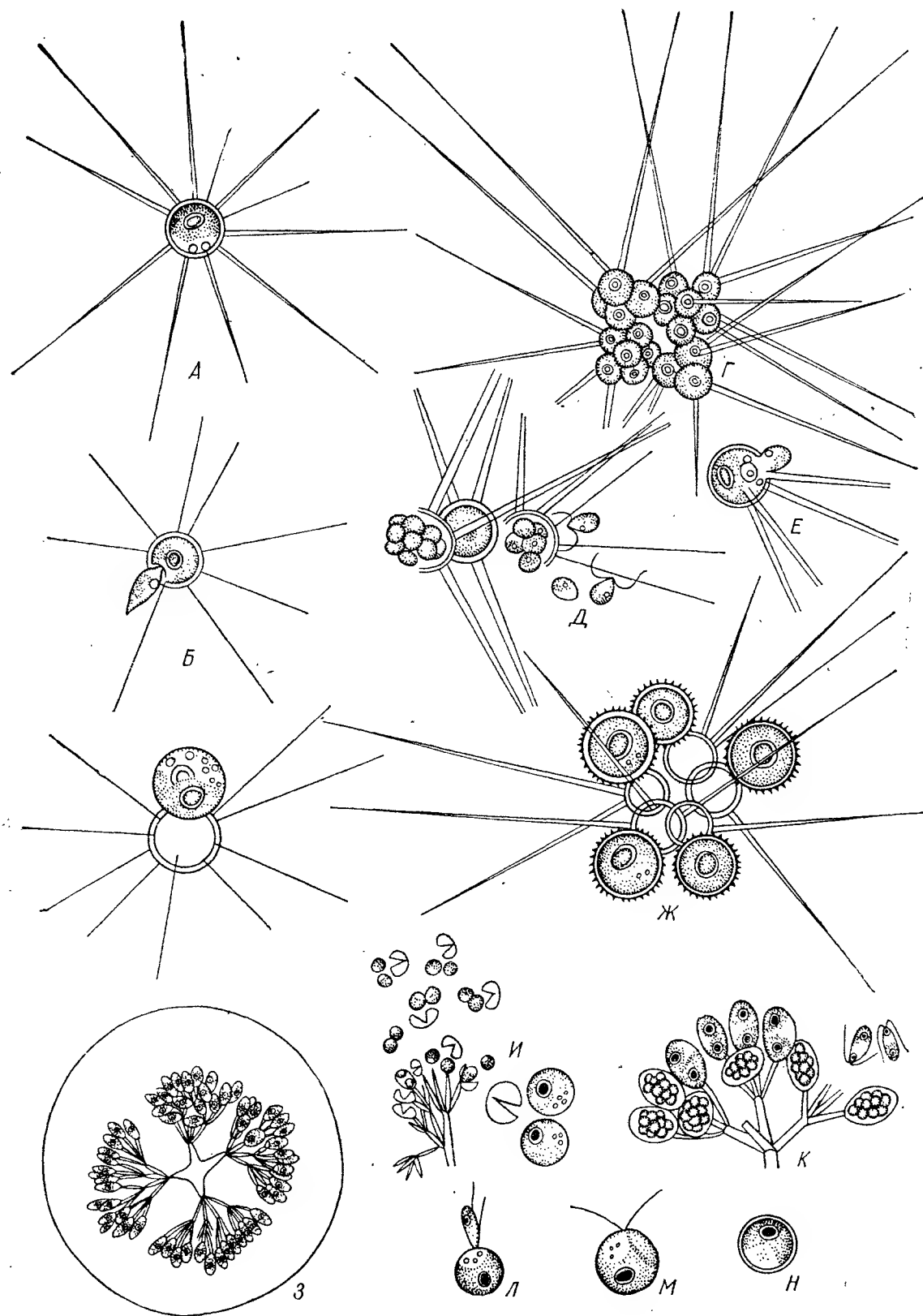


Рис. 90. Оогамия у хлорококковых. А — В — *Golenkinia solitaria*: А — вегетативная клетка; Б — сперматозоид, прикрепившийся к яйцеклетке; В — молодая, еще голая зигота после выхода из шиповатой оболочки оогония; Г — Ж — *Micractinium pusillum*: Г — внешний вид колонии; Д — образование сперматозоидов; Е — слияние сперматозоида

нескольких местах ослизняется, и сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку. Оплодотворенная яйцеклетка, одетая сначала гладкой оболочкой, выходит из оболочки материнской (оогониальной) клетки и переходит в состояние покоя (рис. 90, Б, В, Д, Е, Ж).

В 1940 г. был описан половой процесс, также оогамный, у другого рода автоспоровых хлорококковых — диктиосфериума (*Dictyosphaerium*). Это колониальная водоросль. Ее клетки (обычно четверками) расположены по периферии слизистых сферических или эллипсоидальных колоний и связаны между собой системой разветвленных нитей, расходящихся из центра колонии и представляющих собой остатки стенок многих генераций клеток. У этого рода при образовании автоспор (обычно четырех) стенка родительской клетки не расплывается, а разрывается на четыре сохраняющиеся лопасти, к концам которых и остаются прикрепленными автоспоры (рис. 90, З). Достигнув размеров материнской клетки, автоспоры также формируют автоспоры, прикрепленные к лопастям материнской стенки, которые впоследствии скручиваются в нити, и т. д. У одного из видов диктиосфериума, распространенного в Индии (*D. indicum*), наблюдался оогамный половой процесс. Этот вид двудомный: можно различать мужские и женские колонии. Клетки мужских колоний производят по 8—16—32 двужгутиковых сперматозоида, которые выходят через поперечный разрыв стенки материнской клетки. Содержимое каждой клетки женской колонии делится только один раз, образуя две округлые яйцеклетки, которые выходят наружу через поперечный разрыв стенки и остаются в слизи, окружающей колонию. Сперматозоиды подплывают к женской колонии и сливаются с яйцеклетками. Ооспора одевается оболочкой и переходит в состояние покоя (рис. 90, И — Н).

В деталях оогамия у *D. indicum* отличается от полового процесса у голенкинии и микрактиниума: у диктиосфериума в каждой клетке образуются по две яйцеклетки (у голенкинии и микрактиниума — по одной) и, кроме того, у диктиосфериума яйцеклетка выходит из оогония до оплодотворения и сливается со сперматозоидом вне оогония. Такой половой процесс называется примитивной *оогамией в отличие от истинной оогамии, при которой яйцо оплодотворяется на месте образования — внутри оогония. Примитивная оогамия очень редко встречается у зеленых водорослей: помимо *D. indicum* примитивная оогамия описана у некоторых вольвоксовых (например, у *Chlorogonium oogatum*, *Carteria iyengarii*) и у одной нитчатой водоросли (*Chaetonea irregulare*).

Из родов, для которых характерен ценобий, сложенный из определенного числа клеток, различно расположенных, можно рассмотреть

и яйцеклетки; Ж — зрелые ооспоры; З — Н — *Dictyosphaerium indicum*: З — внешний вид колонии, И — образование в каждой клетке женской колонии по два яйца и выход их через разрыв клеточной стенки; К — в клетках мужской колонии формируется по 16—32 сперматозоида; Л, М — слияние сперматозоида с яйцеклеткой; Н — зигота

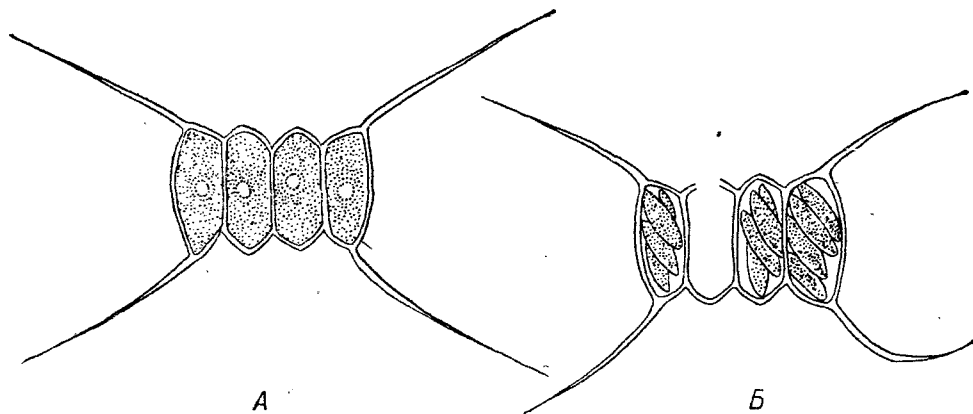


Рис. 91. *Scenedesmus quadricauda*. А — ценобий; Б — образование новых ценобиев

род сценедесмус (*Scenedesmus*), у которого эллипсоидальные или веретеновидные клетки соединены боками в простые или двойные ряды. У самого обычного вида *S. quadricauda* (рис. 91, А), как правило, ценобии четырехклеточные, причем краевые клетки несут выросты стенки — шипы. При размножении в каждой клетке колонии в большинстве случаев образуются четыре автоспоры, которые внутри оболочки материнской клетки слагаются в молодую колонию (рис. 91, Б). Эта колония позднее освобождается через разрыв материнской стенки и растет только за счет роста клеток, число их не меняется.

Электронно-микроскопические исследования многих видов рода *Scenedesmus* показали весьма сложное строение клеточной стенки. Она состоит из трех слоев: внутреннего толстого целлюлозного слоя, очень тонкого среднего слоя, соответствующего трехслойному компоненту стенки *Chlorella* и также содержащего спорополленин, и наружного пектинового слоя. Два первых слоя окружают каждую клетку ценобия, а пектиновый наружный слой одевает весь ценобий, объединяя все его клетки в единое целое. Различная орнаментация клеточных стенок видов сценедесмуса, различимая в оптическом микроскопе и используемая как диагностический признак, обусловлена сложным строением наружного пектинового слоя. Этот слой образован гомогенным матриксом, на поверхности которого находится сеть, сложенная из шестиугольных ячеек. Сеть покоится на цилиндрических трубчатых подпорках, основание которых прикрепляется к поверхности среднего (спорополленинового) слоя. Пектиновый слой и сеть местами (обычно на концах клеток и вдоль гребней) прерываются округлыми отверстиями, окаймленными подпорками, которые сливаются боками. Со дна отверстий отходят короткие, тоже трубчатые подпорки, от которых, возможно, берут начало длинные щетинки, пучком выходящие из отверстий. Щетинки имеют белковую природу, обнаруживают сложную микроструктуру и способствуют лучшей плавучести ценобиев: если их удалить центрифугированием, ценобии быстро оседают на дно сосуда. Видимые в оптический микроскоп гребни и шипы также образованы подпорками

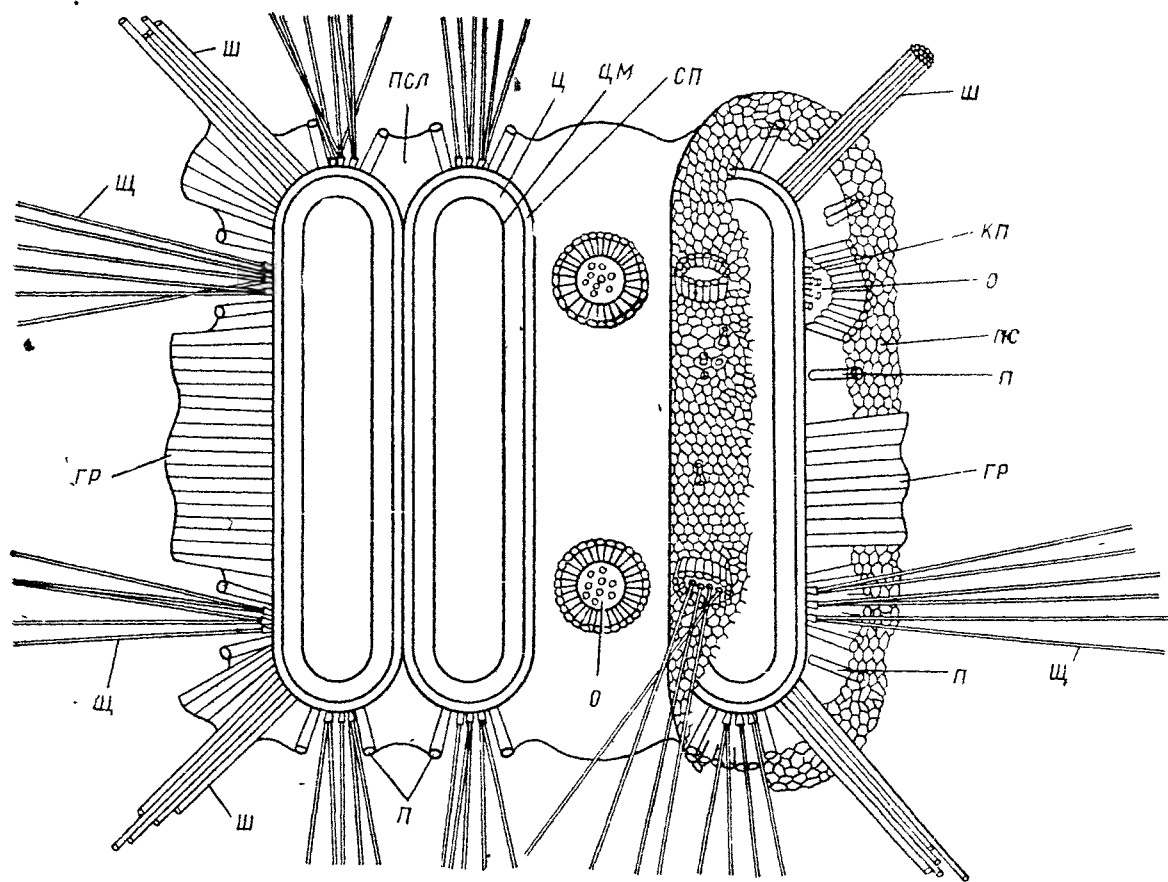


Рис. 92. Схема строения стенки в ценобии *Scenedesmus*:

цм — цитоплазматическая мембрана, ц — целлюлозный внутренний слой стенки, сп — средний споро-
поллениновый слой, псл — пектиновый слой, пс — пектиновая сеть, о — отверстие в пектиновом слое,
л — подпорки, на которых покоится сеть, гр — гребень, состоящий из более длинных подпорок, ш —
шип, образованный самыми длинными подпорками, кп — короткие подпорки, поднимающиеся со дна
отверстий, щ — щетинки, выходящие из отверстий

разной длины. Самые длинные подпорки составляют шипы (рис. 92). При формировании клеточной стенки вокруг развивающихся автоспор первым, как и у хлореллы, откладывается средний слой в виде трех-
слойных дисков, которые растут и, смыкаясь, полностью окружают клетку. Затем начинается образование внутреннего целлюлозного и наружного пектинового слоев.

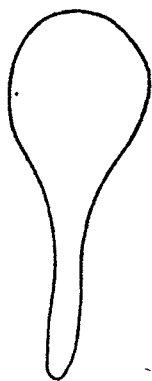


Рис. 93. *Protosiphon*

В последние годы появились сообщения о существовании у *Scenedesmus obliquus* изогамного полового процесса: при снижении в среде содержания азота вегетативные клетки превращаются в гаметангии, в которых развиваются по восемь гамет. На гаметогенез влияют также температура и освещение.

Интерес представляет род протосифон (*Protosiphon*, рис. 93) — связующее звено между хлорококковыми и бриопсидовыми (сифоновыми) водорослями. Протосифон встречается на сырой земле и распространен повсеместно, особенно в тропиках. Многоядерная клетка, более или менее шаровидная, несущая в

постенной цитоплазме сетчато-продырявленный хроматофор со многими пиреноидами, переходит в трубковидный бесцветный неразветвленный ризоид. В неблагоприятных условиях наблюдается половой процесс: гаметы развиваются из вегетативных клеток, а также и из толстостенных апланоспор.

* * *

Хлорококковые — почти исключительно пресноводные организмы, особенно богато представленные в планктоне. Отростки клеточных стенок у многих видов педиаструма, сценедесмуса, шипы, щетинки, характерные для голенкинии, микрактиниума и др., увеличивая трение о воду, поддерживают водоросль во взвешенном состоянии, служат приспособлениями к планктонному образу жизни.

Подобно многим вольвоксовым, хлорококковые обнаруживают ясно выраженную тенденцию к сапротрофности. Было показано, что многие виды, хотя и могут расти в чисто минеральных средах, гораздо лучше развиваются при добавлении в среду органических веществ, особенно глюкозы. В последнем случае клетки, во всех остальных отношениях совершенно здоровые, нередко теряют окраску, которая может вновь появиться при исчерпании в среде глюкозы или при перенесении клеток в чисто минеральную среду. Миксотрофность многих хлорококковых и потеря зеленой окраски в присутствии органических веществ в среде, несомненно, благоприятствуют возникновению постоянно бесцветных сапротрофных форм. Среди хлорококковых, так же как среди вольвоксовых, можно наблюдать параллельные формы, различающиеся только по присутствию или отсутствию хлорофилла. Так, род прототека (*Prototheca*), встречающийся в соке, вытекающем из поврежденных стволов деревьев, отличается от хлореллы только отсутствием хлорофилла. Род гиалорафидиум (*Hyaloraphidium*) — бесцветная форма, параллельная анкистродесмусу. Описаны виды харациума, лишенные окраски.

Способность многих хлорококковых к питанию органическими веществами послужила, по-видимому, основой для сожительства с другими организмами. Ряд форм приспособился к эндофитизму. Примером их может служить упомянутый хлорохитриум. Некоторые хлорококковые вступают в сожительство с грибами, входя в состав лишайников в качестве гонидий. Другие (зоохлореллы) встречаются внутри организма животных: в инфузориях, гидре и других кишечнополостных, в пресноводных губках, моллюсках, червях и пр. В одной пресноводной губке была обнаружена колониальная водоросль *Scenedesmus quadricauda*.

Хлорококковые легко культивируются в искусственных условиях и давно используются в качестве объектов физиологических и биохимических исследований, особенно при изучении фотосинтеза. Они служат и объектами массового культивирования для практического использования. В СССР работы по массовому культивированию водорослей начались в связи с потребностями рыбного хозяйства: были разработаны методы разведения живых кормов для молоди промысловых рыб. Один

из основных объектов для разведения живых кормов — ракообразные, в частности дафнии, для которых лучший корм — хлорококковые водоросли. Помимо этого, хлорококковые привлекли внимание и как источники пищи для человека, сельскохозяйственных животных и как техническое сырье. Пластичность метаболизма хлорококковых позволяет выращивать клетки, содержащие в зависимости от условий культуры от 7 до 88 % белков и от 1 до 75 % жиров. Они служат также исходным продуктом для получения витаминов, хлорофилла и стерина, необходимых для синтеза некоторых лечебных препаратов.

В замкнутых системах хлорелла может применяться не только для питания человека, но и для регенерации воздуха, используя в процессе фотосинтеза углекислоту, выдыхаемую человеком, и выделяя необходимый для его дыхания кислород.

Порядок улотриковые — *Ulothrichales*

Порядок объединяет зеленые водоросли, имеющие таллом в виде неразветвленной нити, сложенной из одноядерных клеток. Реже таллом пластинчатый или трубчатый, но в онтогенезе развивается из нитчатого. Представителем может служить род улотрикс (*Ulothrix*) с наиболее известным видом *U. zonata* (рис. 94). Под Москвой эта водоросль встречается сравнительно редко в быстро текущих ручьях. Севернее, например в Неве, в прибойной полосе больших озер часто образует ватообразные обрастания на камнях. Нить состоит из одного ряда клеток, одетых толстой оболочкой, под которой находится постенная цитоплазма, содержащая пластинчатый хроматофор, опоясывающий клетку изнутри в виде незамкнутого кольца. В хроматофоре несколько пиреноидов, в цитоплазме одно ядро, центр клетки занят вакуолью. Все клетки нити одинаковые, за исключением базальной, которая вытягивается в короткий ризоид и служит для прикрепления нити к субстрату. Все клетки, за исключением базальной, способны делиться, обуславливая непрерывное нарастание таллома, а также образовывать репродуктивные клетки.

При бесполом размножении во всех зеленых клетках развивается от двух до 16 (32) четырехжгутиковых зооспор. Обычно этот процесс начинается в апикальной (конечной) клетке и продвигается к основанию нити. Зооспоры, заключенные в слизистой обертке, освобождаются через боковое отверстие в клеточной стенке. Зооспоры несколько различаются по форме (от эллипсоидальных до шаровидных), содержат парietальный (пристенный) хлоропласт, не заходящий в переднюю часть зооспоры, имеют заметный глазок и один — семь пиреноидов. От переднего конца зооспоры отходят четыре жгутика. После периода движения (имеет место положительный фототаксис) зооспора останавливается, сбрасывая один за другим жгутики, прикрепляется боком к субстрату и прорастает в нить.

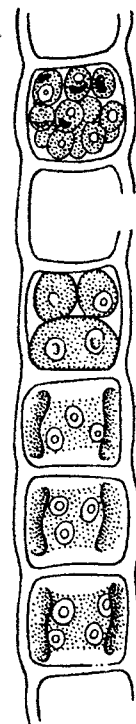


Рис. 94.
Ulothrix.
Нить с развивающимися в некоторых клетках зооспорами

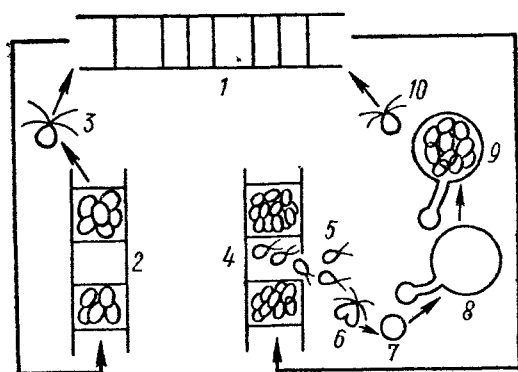


Рис. 95. Цикл развития *Ulothrix zonata*:

1 — вегетативная нить, 2 — нить с зооспорами, 3 — зооспора, 4 — нить с гаметами, 5 — гаметы, 6 — слияние гамет (копуляция) с образованием зиготы (7), 8 — прорастание зигот с образованием спорофита, 9 — плодущий спорофит, 10 — зооспоры, образовавшиеся в спорофитах

При половом размножении в клетках возникают двухжгутиковые гаметы в числе (4)—8—32 (64). Гаметы выходят из клетки, заключенные в слизистый пузырь, в котором они двигаются, пока не освободятся. Половой процесс изогамный. У *U. zonata* наблюдается гетероталлизм, т. е. копулируют гаметы из разных нитей, отличающихся в половом отношении («+» и «—»). В результате копуляции образуется сначала подвижная четырехжгутиковая зигота (планозигота), обнаруживающая отрицательный фототаксис. После некоторого периода движения она прикрепляется к субстрату и округляется, втягивая один за другим жгутики. При определенных условиях зигота прорастает в одноклеточный спорофит. Сначала она формирует трубковидный вырост, в который переходит ее содержимое. Этот вырост позднее вздувается, образуя на вершине грушевидные или дубинкообразные спорофиты, содержимое которых при созревании распадается на 4—16 (большой частью 8) четырехжгутиковых зооспор. Они выходят через отверстие, образующееся в результате ослизнения части стенки спорофита, заключенные еще в слизистую обертку, быстро исчезающую. Зооспоры оседают на субстрат и прорастают так же, как зооспоры, возникающие при бесполом размножении нитей улотрикса. В менее благоприятных условиях улотрикс размножается вегетативно посредством фрагментации нитей. Схематически цикл развития улотрикса представлен на рис. 95.

Другие виды улотрикса в неблагоприятных условиях переходят в пальмеллевидное состояние: клетки округляются, их стенки ослизняются, клетки расходятся и в таком состоянии делятся. При наступлении благоприятных условий каждая клетка такой пальмеллевидной стадии может превращаться в зооспору.

К порядку улотриксовые в качестве отдельного семейства относят ульвовые (*Ulvaceae*), иногда их выделяют в особый порядок *Ulvales*. Представители этой группы отличаются тем, что имеют не нитчатый, а пластинчатый таллом. Однако на ранних стадиях развития талломы их состоят из прикрепленной к субстрату нити, очень похожей на улотрикс, но рано или поздно в такой нити помимо поперечных делений клеток наступают продольные, ведущие к формированию двухслойной пластинки. У рода ульва (*Ulva*, рис. 96) оба слоя клеток остаются плотно сомкнутыми, таллом достигает крупных размеров (кисти руки), имеет гофрированные края и прикрепляется к субстрату суженным в короткий черешок основанием. Клетки одноядерные, с постенным хроматофором. У близкого к ульве рода энтероморфа (*Enteromorpha*) оба слоя клеток пластинки на ранней стадии разъединяются, и талломы, также крупные, принимают вид кишки или трубки с одно-

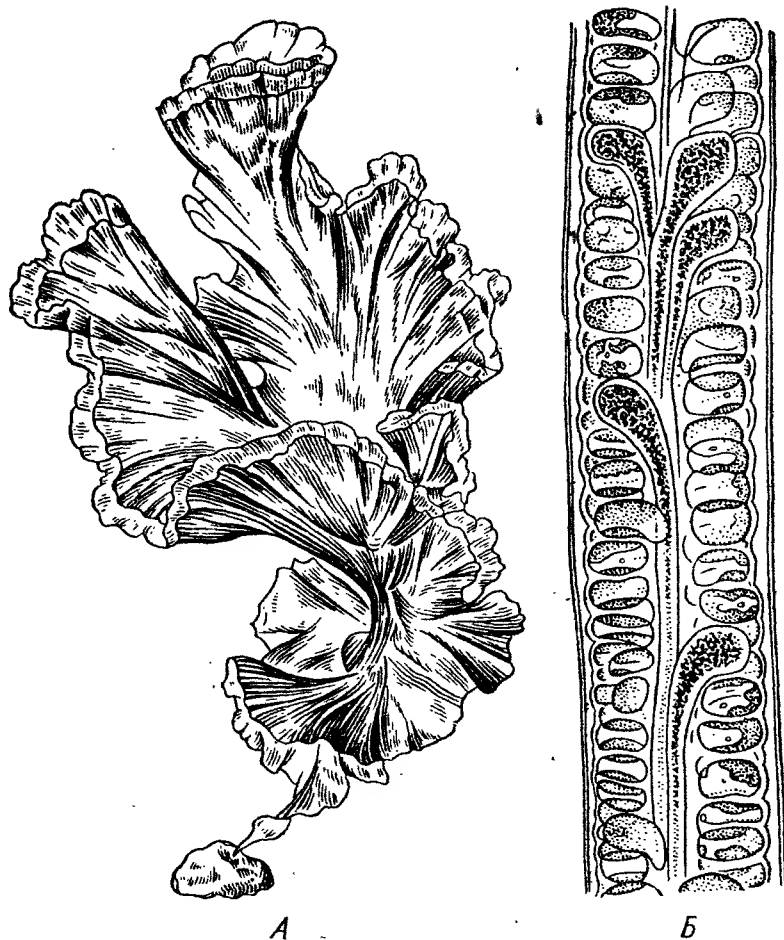


Рис. 96. *Ulva*. А — внешний вид таллома; Б — поперечный разрез таллома

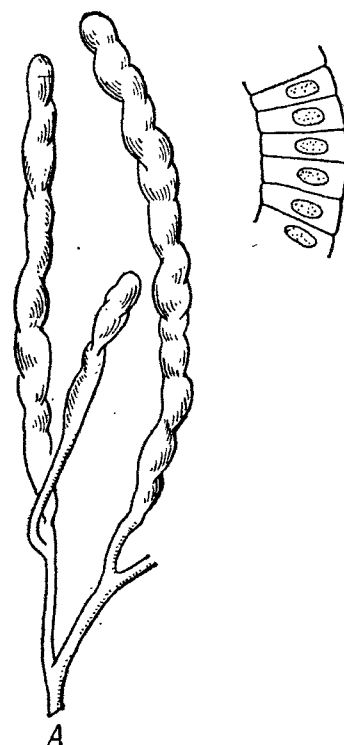


Рис. 97. *Enteromorpha*. А — внешний вид; Б — поперечный разрез стенки таллома

слоистой стенкой. Отсюда и русское название этой водоросли — кишечно́ница (рис. 97). Ульва и энтероморфа в основном морские водоросли, приуроченные к прибрежной (литоральной) зоне как в северных, так и в южных морях. Многие виды обоих родов выносят заметное опреснение воды и часто поднимаются в устья рек, а некоторые виды энтероморфы обычны и в пресноводных водоемах: часто встречаются в реках и прудах в Москве и под Москвой. Крупные талломы энтероморфы, развиваясь иногда в массовых количествах, а затем отмирая, портят воду, которая становится непригодной для питья. Вегетативное размножение осуществляется отделившимися участками таллома. Бесполое размножение — зооспорами, как правило четырехжгутиковыми, которые образуются путем последовательного деления протопласта любой клетки на четыре — восемь частей. Половое размножение — двужгутиковыми гаметами. У разных видов обоих родов наблюдается изогамия или гетерогамия.

Оба рода детально изучены с точки зрения их цитологии и циклов развития. У этих родов зооспоры и гаметы никогда не формируются на

одном и том же экземпляре. Одни растения бесполое и несут только органы бесполого размножения — в их клетках развиваются только зооспоры. Другие растения половые, продуцируют только гаметы. Специальные исследования показали, что растения, образующие зооспоры, — спорофиты — имеют в ядрах диплоидный набор хромосом, являются диплоидными. При формировании зооспор ядро редукционно делится и зооспоры, содержащие гаплоидные ядра, прорастая, дают гаплоидную генерацию — гаметофиты, которые продуцируют гаметы. Получившаяся в результате копуляции гамет зигота содержит одно диплоидное копуляционное ядро и прорастает сразу, без периода покоя, в диплоидную генерацию — спорофит. Таким образом, у ульвы и энтероморфы имеется правильное чередование генераций, или поколений: диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Оба поколения отличаются только цитологически (одно содержит $2n$ хромосом, другое — n) и по органам размножения, которые на них развиваются. Внешне (морфологически) оба поколения друг от друга неотличимы. Такая смена поколений получила название изоморфной.

И ульва, и энтероморфа — гетероталлические формы и их гаметофиты различны в половом отношении: одни продуцируют гаметы со знаком «+», другие — со знаком «-». Копуляция происходит, как и у улотрикса, лишь при встрече гамет разного знака. У гетерогамных видов талломы разного знака можно различить и невооруженным глазом по окраске плодущих участков: желтоватой у мужских и темно-зеленой у женских.

Порядок хетофоровые — Chaetophorales

Сюда относят зеленые водоросли с гетеротрихальным строением, т. е. имеющие нитчатые талломы, дифференцированные на распростертую по субстрату систему нитей, от которых отходят вертикально стоящие, более или менее разветвленные нити. Порядок включает ряд семейств.

Семейство хетофоровые — Chaetophoraceae. Центральный род семейства, у которого легко различимы обе части гетеротрихального таллома, — род стигеоклониум (*Stigeoclonium*). Виды рода распространены в стоячей или медленно текущей воде на подводных предметах, на их верхней освещенной стороне. От нитей, стелющихся по субстрату, отходят вертикально стоящие ветвящиеся нити. Ветви обычно оканчиваются многоклеточными волосками из вытянутых бесцветных отмерших клеток. Строение клеток и размножение стигеоклониума в общем такое же, как у улотрикса (рис. 98).

Исследования В. И. Успенской показали, что степень ветвления, образование волосков и другие особенности водоросли зависят от внешних условий. Так, ветвление стигеоклониума усиливается с повышением освещенности и с понижением концентрации нитратов в среде, развитие волосков также тормозится высоким содержанием в воде нитратов. При недостатке в воде азота и подщелачивании воды стигеоклониум легко переходит в пальмеллевидное состояние. При подщелачивании среды и отсутствии в ней свободной углекислоты стигеоклониум формирует изогаметы (двух- или четырехжгутиковые — у разных

видов). Наоборот, подкисление среды и присутствие свободной углекислоты способствуют образованию четырехжгутиковых зооспор.

Род хетофора (*Chaetophora*) похож на стигеоклониум, но отличается от него тем, что его таллом погружен в плотную слизь. Полушаровидные или иной формы ярко-зеленые подушечки хетофоры часто встречаются в озерах на камнях и особенно на водных высших растениях.

У разных видов стигеоклониума стелющаяся по субстрату система нитей может быть развита неодинаково: от рыхло разветвленной нити, часто состоящей из сравнительно немногих клеток, до компактного диска, образованного срастанием многочисленных ветвей. Развитие вертикальной системы обычно находится в обратной зависимости от развития распростертых нитей: у форм с хорошо развитой подошвой или диском вертикальная система может быть редуцирована до нескольких коротких веточек или представлена только волосками. Наоборот, при слабом развитии основания нижние клетки хорошо развитых вертикальных нитей дают ризоиды, способствующие прикреплению растения к субстрату.

От форм, подобных стигеоклониуму, эволюция пошла в двух направлениях: в одних случаях эволюционировала восходящая часть таллома, а стелющаяся редуцировалась, в других случаях наблюдалась редукция вертикальной системы, а стелющаяся часть получала наибольшее развитие.

Первый путь эволюции привел к таким формам, как род драпарнальдия (*Draparnaldia*), у которого распростертая система практически отсутствует и таллом прикрепляется с помощью ризоидов, отходящих от нижних клеток восходящей системы. В отличие от большинства видов стигеоклониума у драпарнальдии восходящая система четко дифференцирована на длинные и короткие ветви (рис. 99). Длинные, неограниченно нарастающие слабоветвящиеся оси образованы крупными, часто слегка бочонковидными бледными клетками со слабо развитым хроматофором, который представлен экваториальным пояском с изрезанными краями. Короткие боковые ветви ограниченного роста, часто называемые ассимиляторами, растут пучками, на длинных осях. Они обильно ветвятся и состоят из коротких клеток с хорошо развитым постенным хроматофором, занимающим всю поверхность клетки. Концы этих ветвей часто превращаются в длинные многоклеточные волоски. Размножение драпарнальдии такое же, как и у стигеоклониума. Репродуктивные клетки (зооспоры, гаметы) образуются только в ассимиляторах, длинные оси несут главным образом опорную функцию.

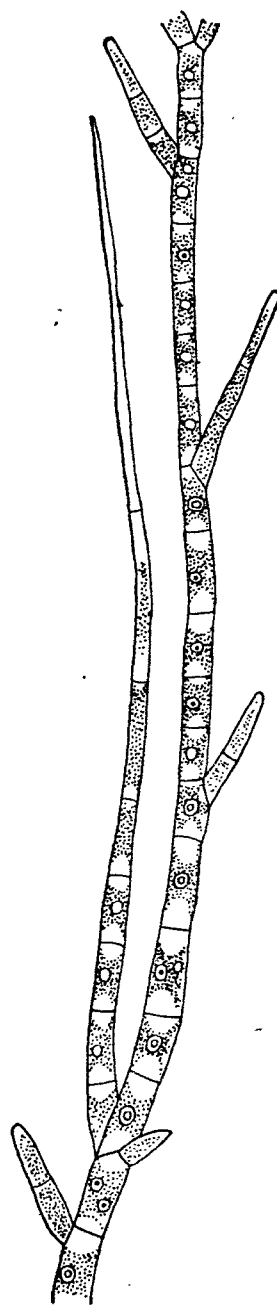


Рис. 98. *Stigeoclonium*.
Общий вид таллома

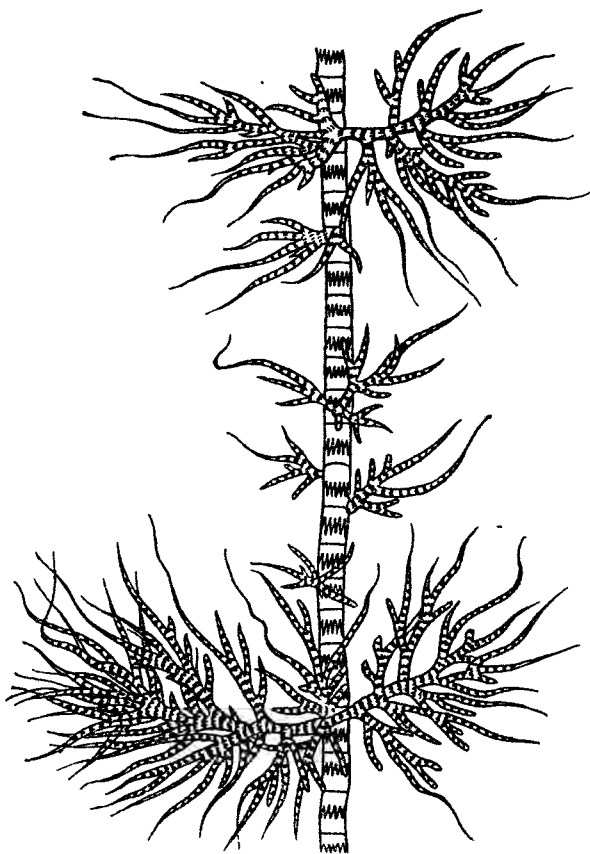


Рис. 99. *Draparnaldia*. Внешний вид таллома

У драпарнальдии, как и у стигеоклониума, общий габитус таллома может сильно изменяться в зависимости от условий среды. Свойственная драпарнальдии дифференцировка таллома на длинные и короткие ветви подавляется высоким содержанием в среде связанного азота. Варьируя в среде концентрацию нитратов, В. И. Успенской (1930) удалось получить все переходы от типичной драпарнальдии к стигеоклониумоподобным талломам.

В СССР драпарнальдия встречается в быстро текущих ручьях и других местах с хорошей аэрацией.

К. И. Мейер описал ряд видов драпарнальдии, выделенных позднее А. П. Скабичевским в отдельный род драпарнальдиелла (*Draparnaldiella*), которые эндемичны для оз. Байкал, где они образуют обширные заросли на глубине 10 м. Драпарнальдиелла имеет крупные, до 0,5 м длины, талломы, как и у драпарнальдии, дифференцированные на длин-

ные и короткие ветви. Однако в крупных клетках длинных осей хроматофор занимает всю поверхность в виде сеточки, а не в виде экваториального пояса, как у драпарнальдий. У ряда видов драпарнальдиеллы из основания ассимиляторов развиваются коровые нити, плотно оплетающие осевую часть таллома и тем увеличивающие ее прочность. У драпарнальдиеллы помимо вегетативного имеется половое размножение. Копулируют гаметы, слегка различающиеся по размерам (гетерогамия), образованные в разных талломах (гетероталлизм). То, что у исследованных видов драпарнальдиеллы наблюдались только гаметы и никогда — зооспоры, заставляет предположить у них смену генераций: возможно, исследователи имели дело только с одной генерацией — гаметофитом. Это предположение тем более вероятно, что у некоторых видов стигеоклониума была установлена смена генераций (изоморфная и гетероморфная). Смена генераций наблюдается и у другого представителя этого семейства — у рода драпарнальдиопсиса (*Draparnaldiopsis*), у которого длинные оси состоят из чередующихся коротких и длинных клеток. Ассимиляторы отходят только от коротких клеток длинных осей. Как и у драпарнальдиеллы, от основания ассимиляторов отходят коровые нити, окутывающие длинные оси.

Изоморфная смена генераций установлена также у рода фричиел-

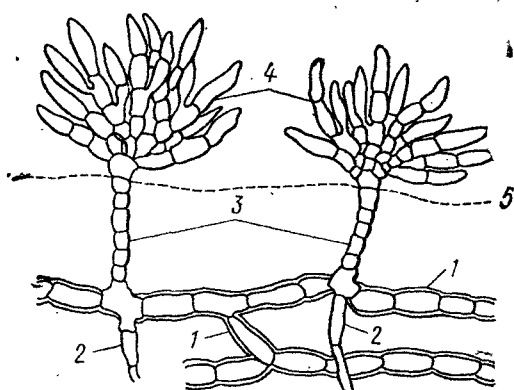


Рис. 100. *Fritschiella tuberosa*:

1 — подземные ползучие нити, 2 — ризоиды, 3 — первичные вертикальные нити, 4 — вторичные вертикальные нити, 5 — поверхность почвы

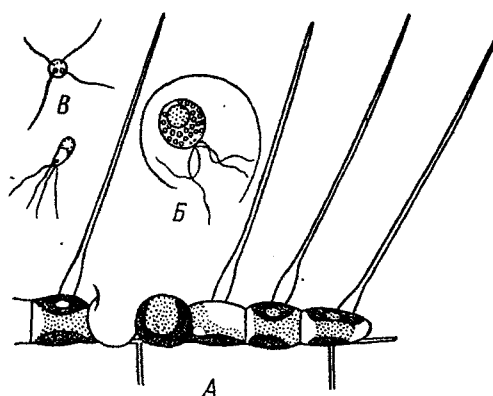


Рис. 101. *Aphanochaete*. А — целое растение; Б — женская, гамета; В — мужская гамета

ла (*Fritschiella*), единственный вид которого — *F. tuberosa* найден до сих пор только в Африке, Индии и Японии, где он растет на сравнительно сухих почвах. Этот вид имеет сложный гетеротрихальный таллом, состоящий из подземной разветвленной системы нитей, которая дает первичные вертикальные нити. Эти нити прорастают сквозь тон-

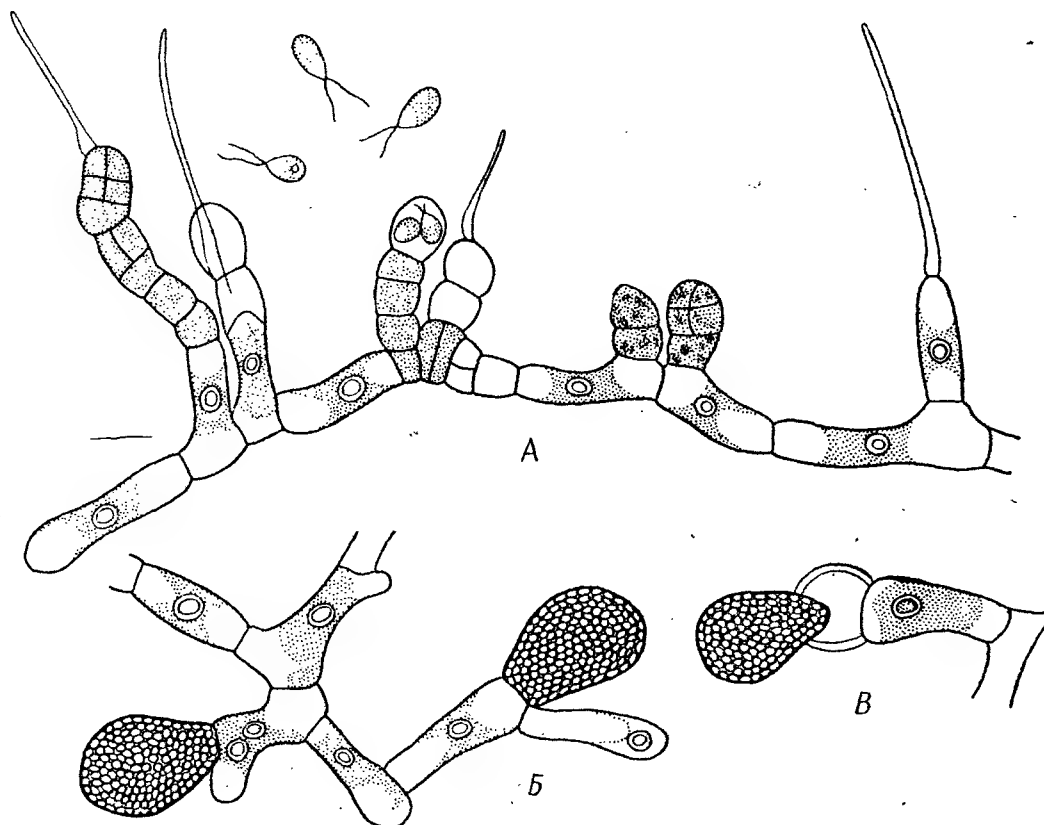


Рис. 102. *Chaetonema irregulare*. А — мужской таллом с антеридиями; Б — женская нить с оогониями; В — выход яйцеклетки из оогония до оплодотворения

кий слой почвы и развивают над ее поверхностью кустистые побеги (рис. 100).

Другой эволюционный ряд форм характеризуется более или менее полной редукцией вертикальной системы. Примером таких большей частью эпифитных форм могут служить роды хетонема (*Chaetonema*) — редкий эпифит, обитающий в слизи разных пресноводных водорослей (тетраспоры, батрахоспермума), и афанохете (*Aphanochaete*) — обычный пресноводный эпифит на водорослях. У *Aphanochaete* вертикальная система представлена, как правило, только волосками (рис. 101); у *Chaetonema* — короткими нитями, несущими на конце одноклеточный волосок (рис. 102, А). Бесполое размножение — четырехжгутиковыми зооспорами, известен и половой процесс. У афанохете — резко выраженная гетерогамия. В крупных оогониях образуется по одной четырехжгутиковой макрогамете (рис. 101, Б), которая выходит из оогония, непродолжительное время двигается, затем теряет жгутики, останавливается и оплодотворяется мелким четырехжгутиковым сперматозоидом (микрогаметой). Сперматозоид формируется в единственном числе в мелких, почти бесцветных антеридиальных клетках (рис. 101, В). Половой процесс у хетонемы оогамный. Он был описан советским ботаником К. И. Мейером (1930) у *Chaetonema irregulare*. У этого вида можно различить мужские и женские растения. Некоторые клетки мужских нитей превращаются в антеридии, их содержимое становится плотным и мелкозернистым, они несколько разрастаются, теряют хлорофилл и принимают желто-зеленую окраску, резко отличаясь от зеленых вегетативных клеток (рис. 102, А). В каждой антеридии образуется восемь сперматозоидов овальной формы с двумя жгутиками. Оогонии образуются на женских нитях, обычно на концах коротких боковых ветвей (рис. 102, Б). Все содержимое оогония превращается в одну яйцеклетку без жгутиков, которая выходит через отверстие в оболочке оогония (рис. 102, В). Оплодотворяется яйцеклетка вне оогония, т. е. имеет место примитивная оогамия, впервые описанная К. И. Мейером у зеленых водорослей — у *Chaetonema irregulare*. Позднее примитивная оогамия наблюдалась еще у нескольких зеленых водорослей из вольвоксовых и хлорококковых.

Семейство трентеполиеые — Trentepohliaceae объединяет зеленые водоросли обычно гетеротрихальные, как правило, без волосков. Зооспорангии в отличие от большинства зеленых водорослей имеют иную форму по сравнению с вегетативными клетками. Половое размножение путем копуляции двухжгутиковых изогамет.

Род трентеполия (*Trentepohlia*, рис. 103, А) интересен тем, что приспособился к наземным условиям существования. Виды его особенно широко распространены в тропиках и субтропиках, где растут на камнях, скалах, стволах деревьев и как эпифиты на листьях. Некоторые входят в состав лишайников. В СССР талломы трентеполии образуют кирпично-красные или желтые налеты на стволах деревьев. У большинства видов таллом гетеротрихальный, дифференцированный на стелющиеся по субстрату нити и отходящие от них вертикально стоящие нити; у других видов вертикальная система нитей слабо развита. Более или менее шаровидные клетки толстостенные, протопласт без вакуоли,

содержит много дисковидных или лентовидных хромофоров, зеленая окраска которых, как правило, маскируется желтым или кирпично-красным пигментом — гематохромом, растворенным в каплях масла. Более старые клетки обычно многоядерные. Толстые слоистые стенки, обилие жира, окрашенного гематохромом, — признаки покоящихся клеток (акинет, зигот) многих зеленых водорослей. У трентеполии эти признаки присущи самим вегетативным клеткам, что, несомненно, стоит в связи с наземными условиями существования, для которых характерна столь быстрая смена влажности и сухости, что водоросль не могла бы реагировать на них образованием специальных покоящихся клеток. Поэтому у трентеполии сами вегетативные клетки приспособились к перенесению засухи. Вегетативное развитие идет урывками, во время смачивания (дождь, роса). При длительном пребывании во влажных условиях, когда клетки растут и делятся, а масло и гематохром в значительной мере потребляются, обнажаются зеленые хромофоры; однако, как и у гематококка, в центре клетки долго сохраняется пятно гематохрома (рис. 103, А, В). Основной способ размножения трентеполии — вегетативный: нити легко разламываются на отдельные участки или клетки, которые переносятся ветром на новый субстрат.

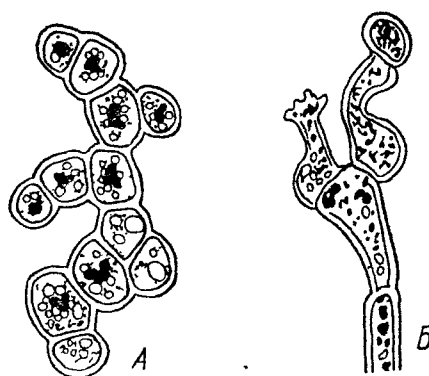


Рис. 103. *Trentepohlia*. А — клетки с гематохромом в центре; Б — зооспорангий

Четырехжгутиковые зооспоры образуются в специальных, отличающихся по форме от вегетативных клеток крючковидных спорангиях, сидящих на клетках-ножках (рис. 103, В). Эти спорангии легко отделяются и разносятся ветром в целом виде. Как показал К. И. Мейер, при созревании зооспорангии становятся многоядерными, и стоит им попасть в каплю воды, как через несколько (3—5) минут содержимое их распадается на одноядерные участки, которые вырабатывают жгутики и превращаются в зооспоры. В шаровидных сидячих гаметангиях, которые также разносятся ветром в целом виде, образуются (в присутствии воды) двухжгутиковые гаметы. Однако копуляция гамет наблюдается очень редко, гаметы большей частью развиваются партеногенетически, прорастая, как и зооспоры, на влажной коре в новые нити.

Семейство колеохетовые — *Coleochaetaceae* включает род колеохете (*Coleochaete*) — пресноводный эпифит, обитающий главным образом на высших водных растениях. У одних видов типичный гетеротрихальный таллом, погруженный в слизь, образует полусферические подушечки, у других видов произошла редукция восходящих нитей, и таллом представлен только распростертой по субстрату системой нитей. Последняя в свою очередь может состоять из рыхло расположенных разветвленных нитей или нити могут срастаться боками, формируя компактный диск (рис. 104, А). Одноядерные клетки, включающие крупный постенный хромофор с пиреноидом, обычно несут характерные, одетые воротничком щетинки, которые появляются на клетке в виде выступа, одетого сначала двухслойной стенкой. Затем наружный слой стен-

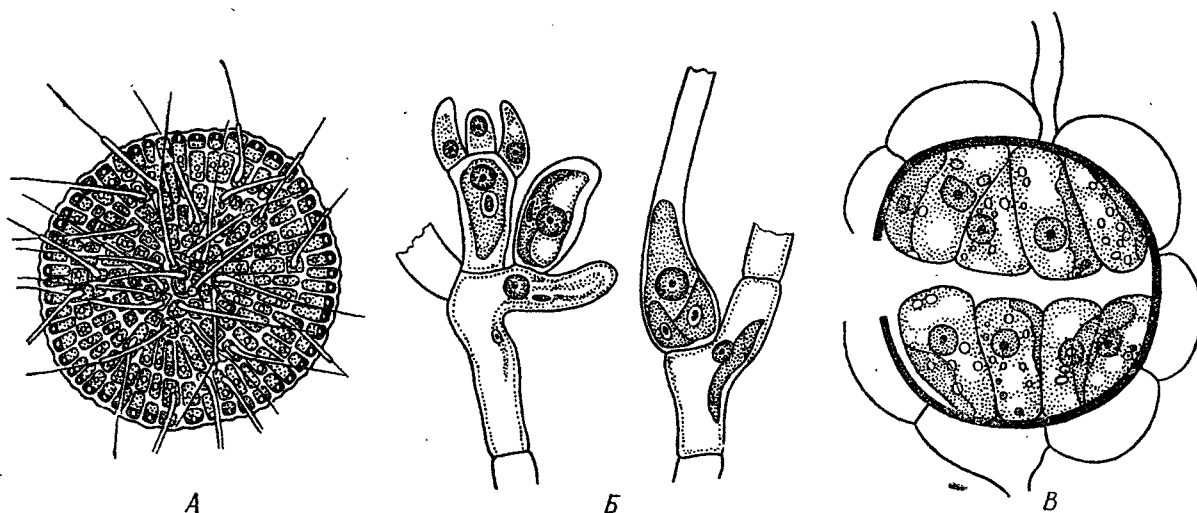


Рис. 104. *Coleochaete*. А — внешний вид таллома *C. scutata*; Б — нити с антеридиями (слева) и оогониями (справа) у *C. pulvinata*; В — прорастание ооспоры

ки разрывается и остается в виде воротничка у основания щетинки, в которую развивается выступ, одетый только внутренней стенкой. Бесполое размножение колеохете осуществляется двужгутиковыми зооспорами. Половой процесс оогамный. Оогонии и антеридии развиваются обычно на одном талломе, хотя есть и двудомные виды (рис. 104, Б). В оогонии одна яйцеклетка, в антеридиях — маленьких бесцветных клетках — формируется по одному бесцветному двужгутиковому сперматозоиду. После оплодотворения ооспора одевается толстой оболочкой, а соседние с оогонием клетки дают ветвящиеся нити, которые, переплетаясь, образуют вокруг оогония и ооспоры псевдопаренхиматозную однослойную кору (рис. 104, В). Ооспора зимует и весной прорастает. При этом содержимое ее делится на 8—32 клетки, каждая из которых затем дает по одной зооспоре. Зооспора развивается в таллом. Первое деление копуляционного ядра в прорастающей ооспоре носит редуционный характер. Таким образом, растение колеохете гаплоидно, диплоидна только покоящаяся ооспора.

Семейство плеврококковые — Pleurococcaceae. Сюда относится род плеврококк (*Pleurococcus*) — повсеместно распространенная наземная водоросль, образующая зеленый порошистый налет на коре деревьев в нижней части стволов, на старых досках заборов, на стенах, камнях и т. п. Налет состоит из одиночных или собранных в группы по две, три или в пакетиках клеток в результате слабого разъединения продуктов деления (рис. 105). Плотная оболочка окружает протопласт без вакуолей, содержащий один парietальный хроматофор без пиреноидов. Единственный способ размножения — вегетативное деление клеток. В условиях повышенной влажности плеврококк образует короткие нити с немногими ветвями. На этом основании он рассматривается как редуцированный представитель порядка хетофоровых.

Из гетеротрихального таллома, свойственного хетофоровым, при подавлении развития той или иной его системы можно филогенетически вывести как распростертый гаметофит, так и вертикально стоящий спорофит высших растений. Среди хетофоровых, по-видимому, широко распространена смена генераций, свойственная высшим растениям: она установлена у некоторых видов стигеоклониума, драпарнальдиопсиса, фричиеллы; есть данные о приуроченности зооспорангиев и гаметангиев к разным индивидам трентеполии. Наконец, обилие среди представителей этого порядка наземных форм наряду со сходством пигментов и запасных продуктов побуждает именно среди хетофоровых искать предков высших растений.

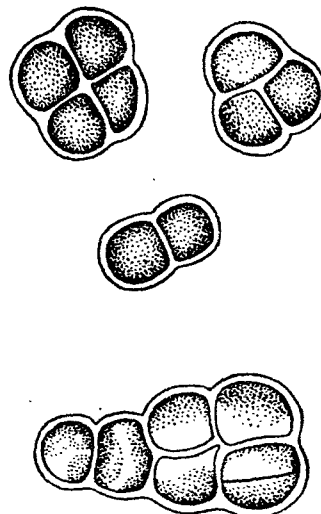


Рис. 105. *Pleurococcus*.
Общий вид

Порядок эдогониевые — Oedogoniales

Порядок включает нитчатые водоросли, одноядерные клетки которых делятся с образованием на их стенках особых «колпачков». По колпачкам эдогониевые водоросли легко отличить от всех остальных нитчатых водорослей. Кроме того, монадные клетки (зооспоры, сперматозоиды) эдогониевых в противоположность монадным клеткам других зеленых водорослей многожгутиковые: жгутики располагаются венцом вокруг переднего бесцветного конца клетки. Такие монадные клетки называют **стефаноконтными**¹.

Базальные тела, или основания жгутиков, удерживаются фиброзным (волокнистым) кольцом, которое находится на границе бесцветной передней (апикальной) части — «головки» зооспоры (сперматозоида) и остальной части, занятой париетальным сетчатым хроматофором, — «тела». От фиброзного кольца между базальными телами, чередуясь с ними, отходят корни жгутиков: восходящие волокнистые корни в основном простираются в головку, а трубчатые нисходящие — в тело зооспоры (сперматозоида). Основания жгутиков и корни прочно соединены с фиброзным кольцом и сохраняются вместе с ним при обработках (необходимых для электронно-микроскопических наблюдений), при которых свободные части жгутиков утрачиваются. Это позволило более или менее точно подсчитать жгутики у монадных клеток эдогониевых водорослей, которые различаются только по числу жгутиков, что, несомненно, связано с размерами самих монадных клеток. Так, в зооспорах *Oedogonium* (наиболее крупных) насчитывается около 120 жгутиков, в более мелких зооспорах *Bulbochaete* жгутиков 37—49, а у сперматозоидов *Oedogonium* и *Bulbochaete* — соответственно 30 и

¹ Стефаноконтные зооспоры помимо эдогониевых имеются только у сифоновых водорослей *Derbesia* и *Bryopsis*.

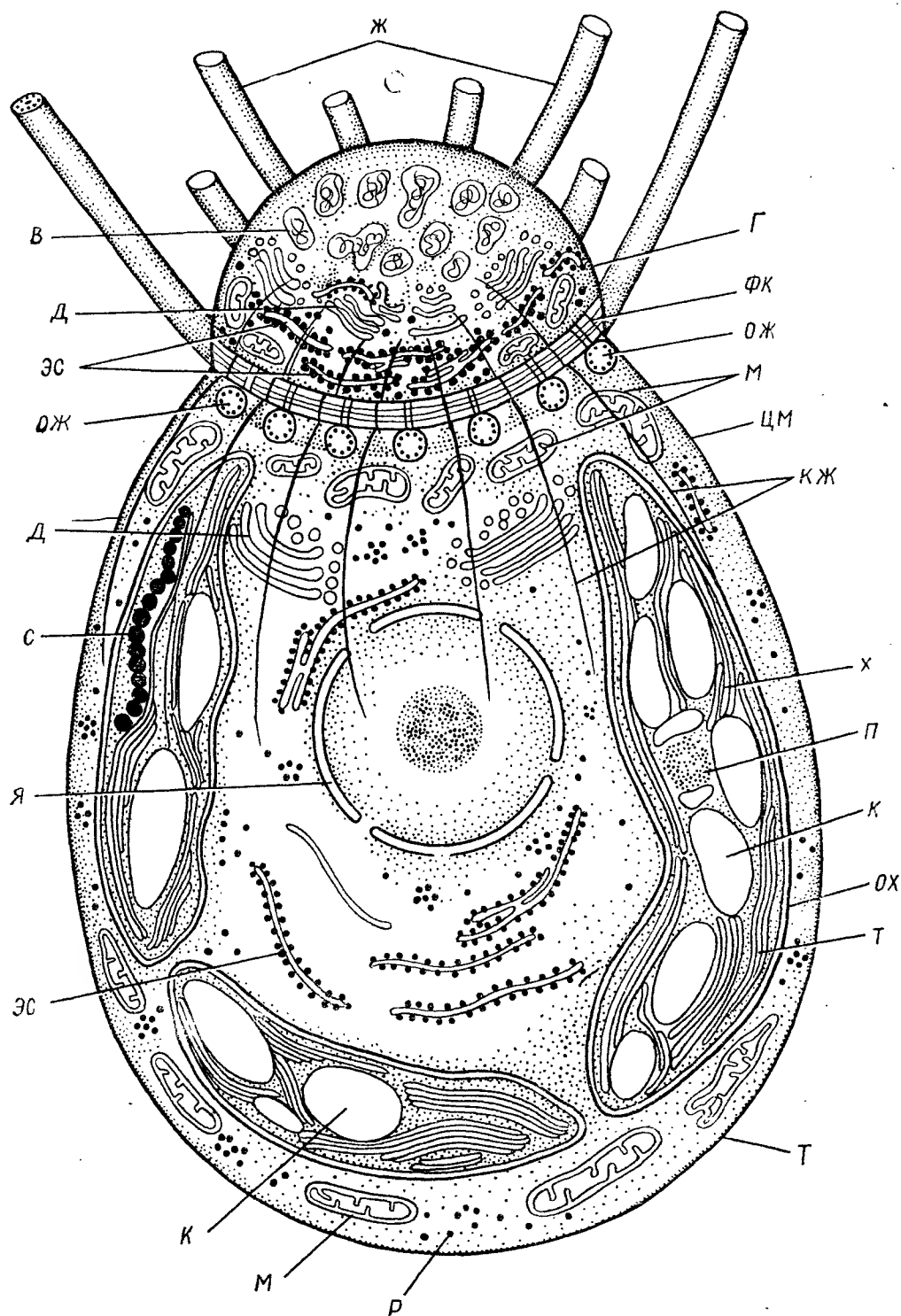


Рис. 106. *Oedogonium*. Схема строения зооспоры по электронным микрофотографиям:

Г — головка зооспоры, Т — тело зооспоры, фк — фиброзное кольцо, ож — основания жгутиков, ж — жгутики, кж — корни жгутиков, в — везикулы, наполненные слизистой субстанцией; д — диктиосомы, эс — элементы эндоплазматической сети, м — митохондрии, х — хроматофор, ох — оболочка хроматофора, т — тилакоиды, п — пиреноид, с — стигма, к — крахмал, я — ядро, р — рибосомы, цм — цитоплазматическая мембрана

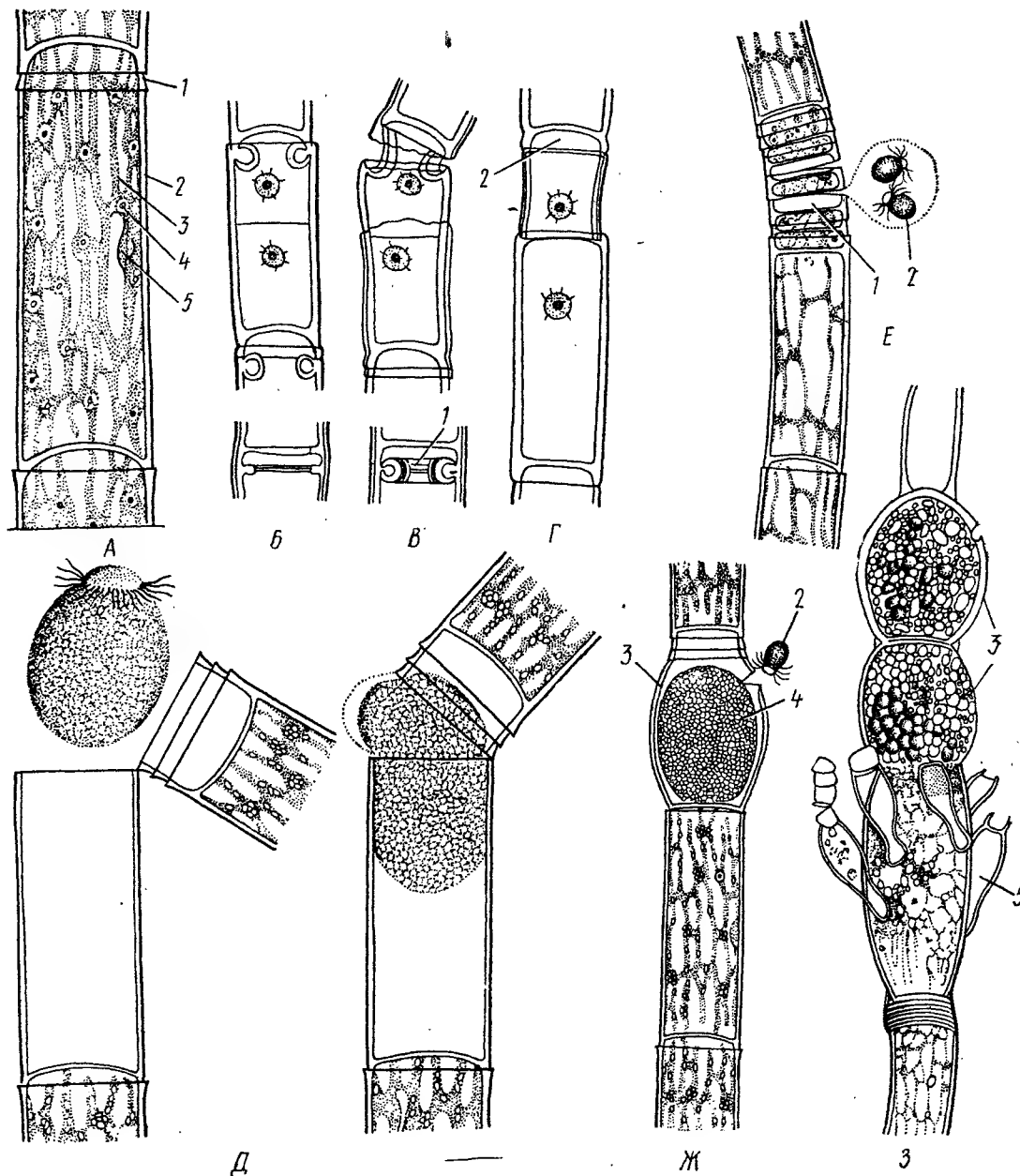


Рис. 107. *Oedogonium*. А — строение клетки:

1 — колпачок, 2 — стенка, 3 — хлоропласт (хроматофор), 4 — пиреноид, 5 — ядро;

Б, В, Г — деление клетки с образованием валика (1) и колпачка (2); Д — выход зооспоры; Е — нить с антеридиями (1) и сперматозоидами (2); Ж — оплодотворение яйцеклетки (4) в оогонии (3) сперматозоидом (2); З — растение с оогониями (3) и мужскими карликовыми растеньицами — наннандриями (5)

шесть — девять. Схема строения зооспоры *Oedogonium* представлена на рис. 106. Половой процесс оогамный.

Представителем порядка может служить род эдогонииум (*Oedogonium*) — пресноводная водоросль, распространенная во всех частях света. Талломы — в виде неветвящихся нитей, обычно в зрелом состоя-

нии свободноплавающих, но в молодом состоянии прикрепленных к субстрату (к подводным высшим растениям, сваям и пр.) специальными базальными клетками. У видов, живущих в текучей воде, нити остаются прикрепленными всю жизнь. Цилиндрические клетки иногда вздуты в верхней части, одеты тонкой оболочкой, под которой располагается постенная цитоплазма, содержащая одно крупное, хорошо заметное даже в живом состоянии ядро и сетчатый цилиндрический хроматофор со многими пиреноидами (рис. 107, А). Центр клетки занят крупной вакуолью. Некоторые клетки нити делятся. До деления ядра в верхней части клетки под поперечной перегородкой из внутренних слоев стенки возникает кольцевидное утолщение (складка) — валик, вдающийся в полость клетки. После деления ядра наружные слои стенки в области валика разрываются кольцевой трещиной, а сам валик начинает растягиваться (рис. 107, Б, В, Г) в длину, образуя новый цилиндрический участок стенки, вставляющийся между частями старой стенки. Часть протопласта с одним из дочерних ядер переходит в область растягивающегося валика и на уровне разрыва старой материнской стенки образуется поперечная перегородка. Таким образом стенка верхней из двух дочерних клеток в основном образована растянувшимся валиком, лишь сверху имеется несколько выступающая часть материнской стенки выше кольцевого разрыва первичной стенки. Она и образует то, что называют колечком или колпачком. Клетки с колпачком обычно делятся повторно и обнаруживают столько колпачков, сколько было делений (рис. 107, Б, В, Г).

Бесполое размножение эдогониума осуществляется с помощью крупных зооспор, образующихся по одной из всего содержимого клетки (рис. 107, Д). Зооспора эллипсоидальная или шаровидная, темно-зеленая в задней части и с бесцветным носиком, окруженным целым венцом жгутиков на переднем конце. К. А. Гусева (1927) экспериментально доказала, что для формирования зооспор эдогониума имеет значение содержание в воде свободной углекислоты. Эти опыты позволяют объяснить неоднократно наблюдаемое разными авторами энергичное зооспорообразование эдогониума (да и других зеленых водорослей, например стигеоклониума, драпарнальдии) при перенесении из текучей воды в стоячую и в темноте. Именно в стоячей воде и в темноте возможно накопление углекислоты, выделяемой водорослью в процессе дыхания и стимулирующей зооспорообразование.

Стенка клетки, в которой образовалась зооспора, разрывается около верхнего конца, обе ее половинки расходятся, и зооспора медленно выплывает, сначала одетая тонким слизистым пузырем, который вскоре исчезает (рис. 107, Д). После некоторого периода движения зооспора прикрепляется передним концом к субстрату, теряет жгутики, выделяет стенку и вытягивается в нить. Первое же деление молодого проростка обычно сопровождается формированием колпачка.

Половое воспроизведение эдогониума оогамное. Оогонии — крупные, большей частью шаровидно или эллипсоидально вздутые клетки, содержащие по одной яйцеклетке (рис. 107, Ж). Антеридии — короткие дисковидные клетки с желтеющими редуцированными хроматофорами. В каждой антеридии развиваются по два желтоватых сперматозоида

с венцом жгутиков на переднем конце (рис. 107, E). Распределение половых органов у разных видов эдогонима неодинаково. Различают виды обоеполые, или однодомные, у которых мужские и женские органы развиваются на протяжении одной нити, и раздельнополые, или двудомные, когда оогонии и антеридии находятся на разных нитях. Большинство двудомных видов обнаруживает любопытный половой диморфизм. У этих — андроспоровых — видов оогонии формируются на обычных нитях, а антеридии — на особых карликовых растеньицах. Последние берут начало из специальных андроспор, отличающихся от обычных зооспор мелкими размерами. Андроспоры развиваются или на тех же нитях, что и оогонии, или на отдельных нитях. Они оседают на оогонии или на соседние с ними клетки и прорастают, образуя двух- и трехклеточное растеньице, верхние клетки которого функционируют как антеридии, давая по два сперматозоида (рис. 107, З).

В стенке зрелого оогония возникает отверстие, через которое сперматозоид проникает в оогоний и оплодотворяет яйцо (рис. 107, Ж, З). После периода покоя ооспора прорастает с образованием четырех зооспор, которые дают начало новым растениям. При прорастании ооспоры имеет место мейоз, и таким образом вегетативная жизнь эдогонима проходит в гаплоидном состоянии.

Другой род эдогониевых, также обычный в пресных водах, — бульбохете (*Bulbochaete*) — отличается тем, что нити обильно ветвятся и каждая клетка несет длинный бесцветный волосок со вздутым в виде луковицы основанием.

Порядок бриопсидовые, или сифоновые, — Bryopsidales-Siphonales

Порядок объединяет водоросли, характеризующиеся сифоновым типом строения, отличительная черта которого — отсутствие клеточных перегородок, возникающих, и то не всегда, только при основании органов размножения. Таллом часто крупных размеров и со значительной внешней дифференцировкой формально представляет собой одну клетку, одетую толстой, часто слоистой оболочкой, под которой находится постенный слой цитоплазмы, граничащий изнутри с непрерывной вакуолью. В цитоплазме находятся многочисленные дисковидные хроматофоры, которые наряду с хлорофиллами и каротиноидами, известными для других зеленых водорослей (α - и β -каротин, лютеин, виолаксантин, неоксантин), содержат два особых ксантофилла — сифонеин и сифоноксантин, встречающихся лишь у очень немногих других зеленых водорослей. Под хроматофорами в постенной цитоплазме, как правило, располагаются многочисленные ядра. Размножение вегетативное и половое. Бесполого размножения у большинства представителей нет. Половой процесс гетерогамный, реже изогамный. Большинство этих водорослей диплоиды, редукционное деление ядра имеет место перед образованием гамет, у некоторых обнаружена смена генераций (изо- и гетероморфная).

подавляющее большинство бриопсидовых — обитатели тропических морей, лишь немногие растут в Черном море и севернее.

Род бриопсис (*Bryopsis*, рис. 108) широко распространен в Чер-

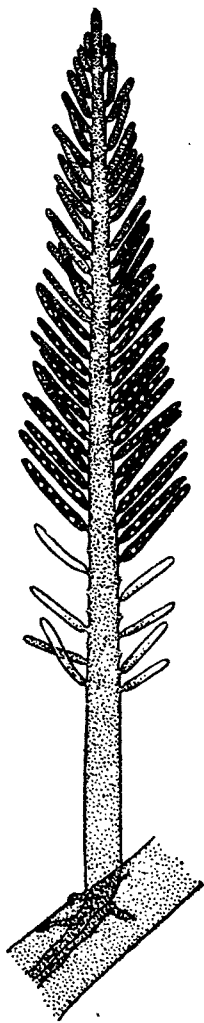


Рис. 108. *Bryopsis*.
Общий вид
таллома

ном море, где растет на небольшой глубине, прикрепляясь к камням. Растение состоит из ползучего малоразветвленного корневища, прикрепленного к субстрату ризоидами, от которого вертикально растут относительно толстые нити, в верхней части несущие перисто расположенные боковые ветви. Эти ветви в свою очередь могут перисто ветвиться один или два раза обычно в одной плоскости. У основания каждого «перышка» имеется заметная перетяжка, стенка в этом месте утолщена, но до момента образования репродуктивных органов настоящих поперечных перегородок не образуется, и все растение бриопсиса представляет собой одну громадную клетку с непрерывной вакуолью.

Вегетативное размножение бриопсиса легко осуществляется посредством отделения «перышек», которые в месте отделения закупориваются и могут развивать базальные ризоиды даже до отделения от материнского таллома. Кроме того, участки протопласта, вытекающие из таллома при его повреждении, округляются и в течение нескольких минут формируют новые стенки. Затем они развиваются в новые растения бриопсиса.

Помимо вегетативного размножения, играющего очень большую роль в распространении растений, бриопсис размножается половым путем. Половой процесс анизогамный (гетерогамный): мужские и женские гаметы заметно различаются по своей морфологии, окраске, размерам и поведению. Мужские гаметы светло-желтые, без глазка и мельче женских светло-зеленых гамет, имеющих заметный глазок. Мужские гаметы подвижнее женских, движение которых нередко ограничивается лишь вращением вокруг собственной оси. Одни виды бриопсиса (*B. plumosa*, *B. halimeneae*) двудомные: мужские и женские гаметы развиваются в разных гаметангиях, в которые превращаются «перышки». При этом у основания перышек появляются сложно устроенные поперечные перегородки, хотя иногда они и не образуются, и гаметы формируются даже внутри главной оси. Другие виды (*B. hypnoides*) однодомные: мужские и женские гаметы развиваются в одном и том же гаметангии — мужские у конца гаметангия, а женские у его основания. Вышедшие из гаметангиев мужские и женские гаметы попарно копулируют. На процесс оплодотворения влияет температура: зиготы образовывались только при 18 и 24 °С, но не при 10 °С. Зигота немедленно прорастает, давая, однако, не гаметофит (растение бриопсиса), как считали ранее, а нитчатое малоразветвленное сифоновое растение, распростертое по субстрату, — протонему. Протонема содержит одно гигантское ядро, по диаметру значительно (в 8—20 раз) превосходящее ядра гаметофита. Через много недель или месяцев роста протонема может развиваться дальше двумя способами: или из нее непосредственно вырастает новое растение бриопсиса — гаметофит (однофазный цикл развития), или же содержимое протонемы распада-

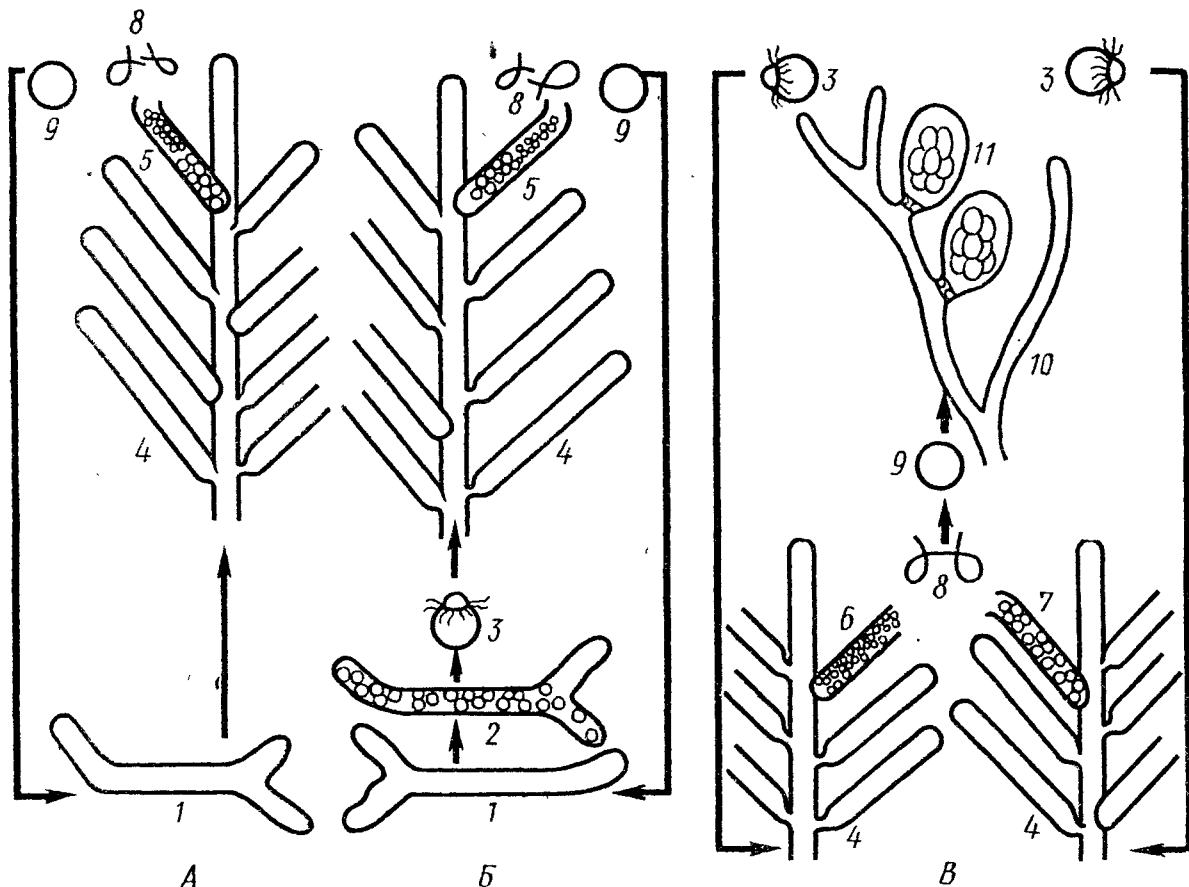


Рис. 109. Схема циклов развития *Bryopsis*. А — однофазовый цикл развития *B. hypnoides*; Б — двухфазовый цикл развития *B. hypnoides*; В — двухфазовый цикл развития с чередованием *B. haliméniae* (гаметофита) и *Derbesia neglecta* (спорофита):

1 — проросток из зиготы (протонема), 2 — протонема, содержимое которой распалось на зооспоры, 3 — стефанококонтная зооспора, 4 — перисторазветвленный таллом, 5 — гаметангий, содержащий мужские (в апикальной части) и женские (в базальной части) гаметы; 6 — мужской гаметангий, 7 — женский гаметангий, 8 — гаметы, 9 — зигота, 10 — *Derbesia neglecta* (спорофит), 11 — спорангий

ется на многочисленные стефанококонтные (с венцом из многих жгутиков) зооспоры, которые уже после выхода через разрыв протонемы образуют таллом бриопсиса. Это двухфазный цикл развития с гетероморфной сменой генераций между перисторазветвленным таллом бриопсиса (гаметофит) и протонемой (сильно редуцированный спорофит). Оба типа развития протонемы наблюдаются у одного и того же вида (*B. hypnoides*), при этом известную роль играет географическое происхождение растений: так, в северных водах Европы (Северное, Балтийское море) встречается только однофазный цикл, а на южных берегах Атлантики и в Средиземном море наряду с однофазным циклом наблюдается и двухфазное развитие.

Гетероморфный двухфазный жизненный цикл с мейозом, предшествующим образованию стефанококонтных зооспор в микроскопическом распростертом спорофите (протонеме), выявлен и у *B. plumosa*.

Наконец, у другого вида — *B. haliméniae* зигота вырастает в раз-

ветвленную нитчатую сифоновую водоросль, ранее известную под названием *Derbesia neglecta*. В спорангиях, развивающихся на нитях *D. neglecta* и отделяющихся от остального таллома перегородками, формируются стефанококонтные зооспоры, при прорастании которых возникают растения *Bryopsis haliméniae*. Таким образом, здесь также имеет место двухфазное развитие с чередованием *B. haliméniae* (гаметофита) и *Derbesia neglecta* (спорофита). Жизненные циклы бриопсиса схематически представлены на рис. 109.

По-видимому, мейоз имеет место не перед образованием гамет, как считали раньше, а перед образованием стефанококонтных зооспор.

Наиболее сложные и морфологически дифференцированные талломы встречаются у каулерпы (*Caulerpa*), виды которой распространены в тропических морях; лишь несколько видов, в том числе и классическая *C. prolifera*, живут в Средиземном море. Общий план строения у всех видов один и тот же: горизонтально стелющееся, более или менее разветвленное цилиндрическое корневище, которое у видов, обитающих на песке, может достигать 1 м в длину, снизу несет обильные разветвленные ризоиды, прикрепляющие растение к субстрату, а на своей верхней стороне — ряд вертикально стоящих ассимилирующих побегов. У простейших видов (*C. fastigiata*) вертикальный побег представлен неправильно разветвленными нитями.

У других видов отходящая от корневища цилиндрическая вертикальная ось обычно несет уплощенные боковые ветви — ассимиляторы. Их форма и расположение у разных видов неодинаковы. Так, у *C. verticillata* ассимиляторы цилиндрические и располагаются мутовками,

придавая растению сходство с хвощами или харой. У *C. taxifolia* ассимиляторы размещаются на вертикальной оси в два ряда, так что оси напоминают побеги тисса. У *C. prolifera* (рис. 110, А) ассимиляторы плоские, листообразные, на коротких стебельках, растут прямо от корневища. На поверхности ассимиляторов обычно образуются вторичные ассимиляторы.

Подобно бриопсису, у каулерпы полностью отсутствуют поперечные перегородки, постенная цитоплазма содержит многочисленные клеточные ядра и хроматофоры, лишенные пиреноидов¹; кроме того, имеются лейкопласты (амилопласты)², в которых образуется крахмал. Различные части таллома растут у своих верхушек, где скапливается цитоплазма. Каулерпа отличается обильным развити-

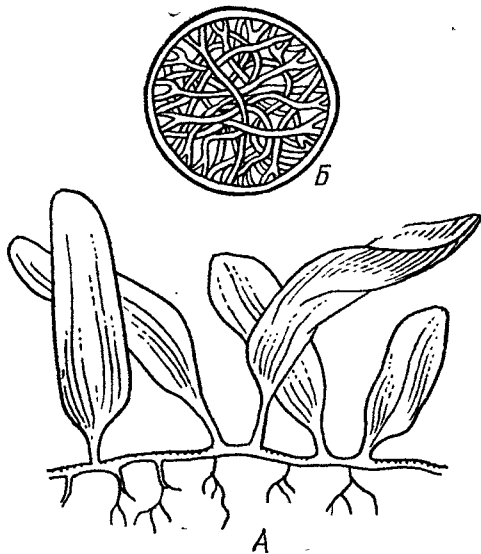


Рис. 110. *Caulerpa*. А — внешний вид таллома; Б — разрез таллома с балками

¹ У некоторых видов (*C. okamurai*) пиреноид имеется.

² Амилопласты отличаются от хлоропластов по тонкому строению. Все тело амилопласта обычно занято одним крупным крахмальным зерном, тилакоиды практически отсутствуют. В отличие от каулерпы роды бриопсис, дербездия, кодиум обладают только одним типом пластид — хлоропластами, в строении которых и откладывается крахмал.

ем более или менее цилиндрических скелетных тяжей — целлюлозных балок, пересекающих центральную полость во всех частях таллома (рис. 110, Б). Тяжи эти связаны со стенкой клетки или свободны с обоих концов. Каждый тяж одет цитоплазмой. Таким образом, помимо увеличения механической прочности клетки балки заметно увеличивают поверхность, выстланную цитоплазмой.

Широко распространено вегетативное размножение: при отмирании более старых частей корневища отдельные участки его с вертикальными ассимиляторами становятся независимыми растениями. Кроме того, известен половой процесс. Содержимое ассимиляторов собирается в отдельных плодущих участках, которые не отделяются от остальных частей таллома перегородкой. Скопившаяся в этих участках цитоплазма, содержащая многочисленные ядра и хроматофоры, распадается на одноклеточные участки, превращающиеся в гаметы, которые освобождаются в слизи через специальные сосочки, или бугорки (рис. 111), возникающие в области плодущих участков ассимиляторов. Копулирующие гаметы несколько различаются по размерам (гетерогамия)¹. Перед образованием гамет ядра редукционно делятся, зигота сразу вырастает в диплоидное растение.

Если талломы бриопсиса и каулерпы можно представить себе как сильно усложненные и дифференцированные на корневище ризоиды и ассимиляторы нити, то у кодiums (*Codium*) наблюдается совсем иной тип строения. Здесь макроскопически крупные талломы возникают в результате плотного переплетения простых нитей типичного сифонового строения (рис. 112, А). Так образуются крупные компактные псевдопаренхиматозные талломы.

Один из видов этого рода — *C. tomentosum* — встречается в Черном море на глубине 10 м и более. Таллом, прикрепленный к субстрату базальным диском, имеет вид цилиндрических разветвленных темно-зеленых шнуров, достигающих длины 50 см при диаметре 8 мм. Анатомически таллом представлен сердцевинкой, состоящей из тонких, идущих в

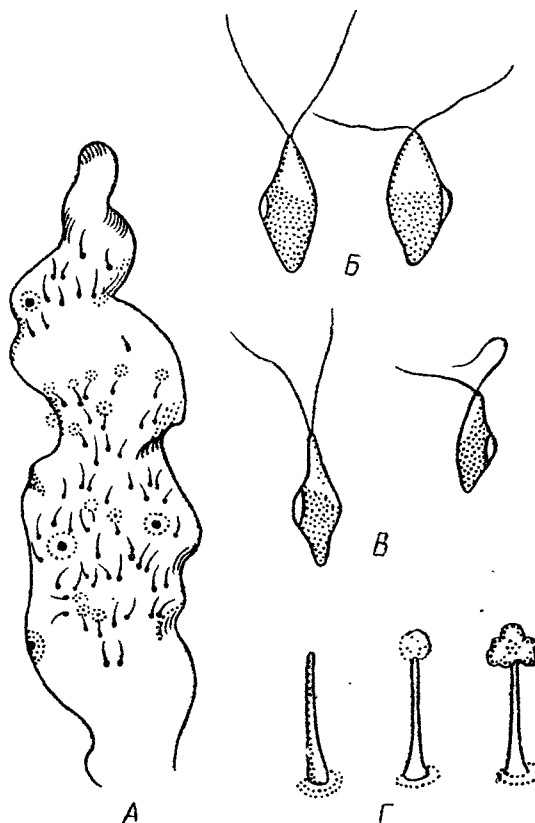


Рис. 111. *Caulerpa*. Половое размножение: А — «лист» с плодущими участками и сосочками, Б — макрогаметы; В — микрогаметы, Г — сосочки, через которые выходят гаметы.

¹ У некоторых видов описана изогамия.

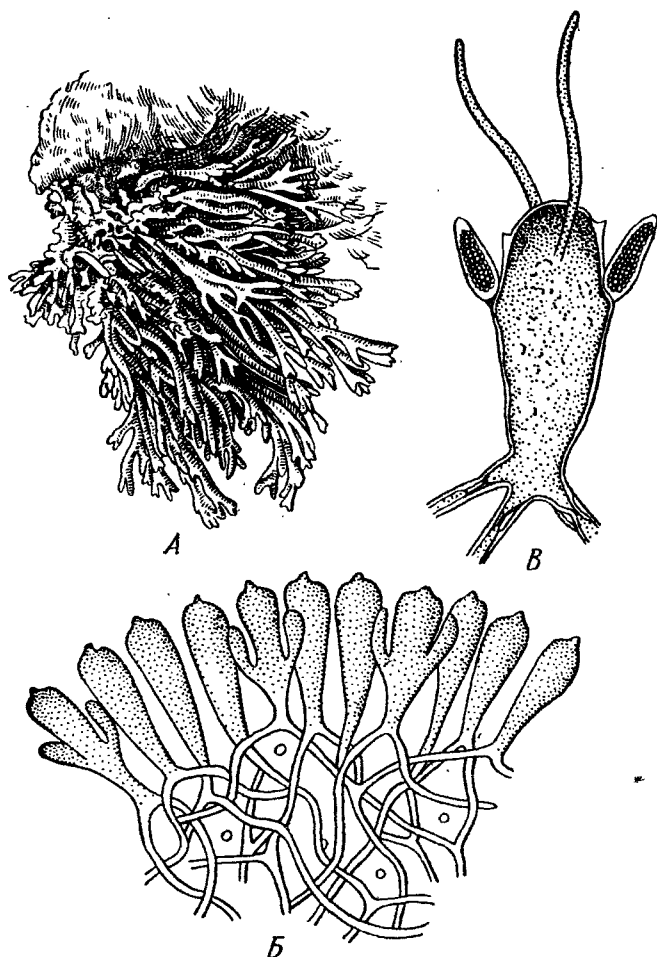


Рис. 112. *Codium tomentosum*. А — внешний вид таллома; Б — часть поперечного разреза таллома, В — кортикальный пузырь с гаметангиями

продольном направлении нитей, от которых как ответвления отходят крупные дубинкообразные пузыри, плотно сгруппированные на одном уровне и образующие периферическую кору (рис. 112, Б). Кортикальные (коровые) пузыри и возникающие на них волоски особенно богаты хроматофорами и играют роль ассимиляторов (рис. 112, В).

Помимо широко распространенного вегетативного размножения у кодиума наблюдается половой процесс. Гаметы образуются в специальных гаметангиях, возникающих как боковые выросты кортикальных пузырей и отделяющихся от них перегородкой. У кодиума гетерогамия. Мужские и женские гаметангии можно различить еще до того, как образуются гаметы, благодаря золотисто-желтой окраске первых и темно-зеленой окраске вторых¹. Растения *C. tomentosum* могут быть как двудомными, так и однодомными, причем в последнем случае мужские и женские

гаметангии возникают иногда не только на одном и том же растении, но и на одном и том же кортикальном пузыре. Зигота непосредственно прорастает в новое растение.

Для ряда сифоновых водорослей характерны мутовчатое ветвление таллома, одноядерность на протяжении вегетативной фазы развития, отложение карбоната в клеточных стенках, хлоропласты, лишенные пиреноидов, и то, что крахмальные зерна обнаружены не только в хлоропластах, но и в цитоплазме. Присутствие крахмала в цитоплазме представляет интерес, так как это неизвестно у других зеленых водорослей. Эти данные нуждаются в проверке.

Представителями их могут служить роды дазикладус (*Dasycladus*) и ацетабулярия (*Acetabularia*).

Средиземноморская водоросль *D. clavaeformis* (рис. 113, А — В) образует густые заросли на небольшой глубине. Неразветвленная пузырьревидная главная ось, достигающая 5 см длины, прикрепляется к скалистому субстрату разветвленными ризоидами. На некотором расстоя-

¹ Это же относится и к гаметангиям бриопсиса.

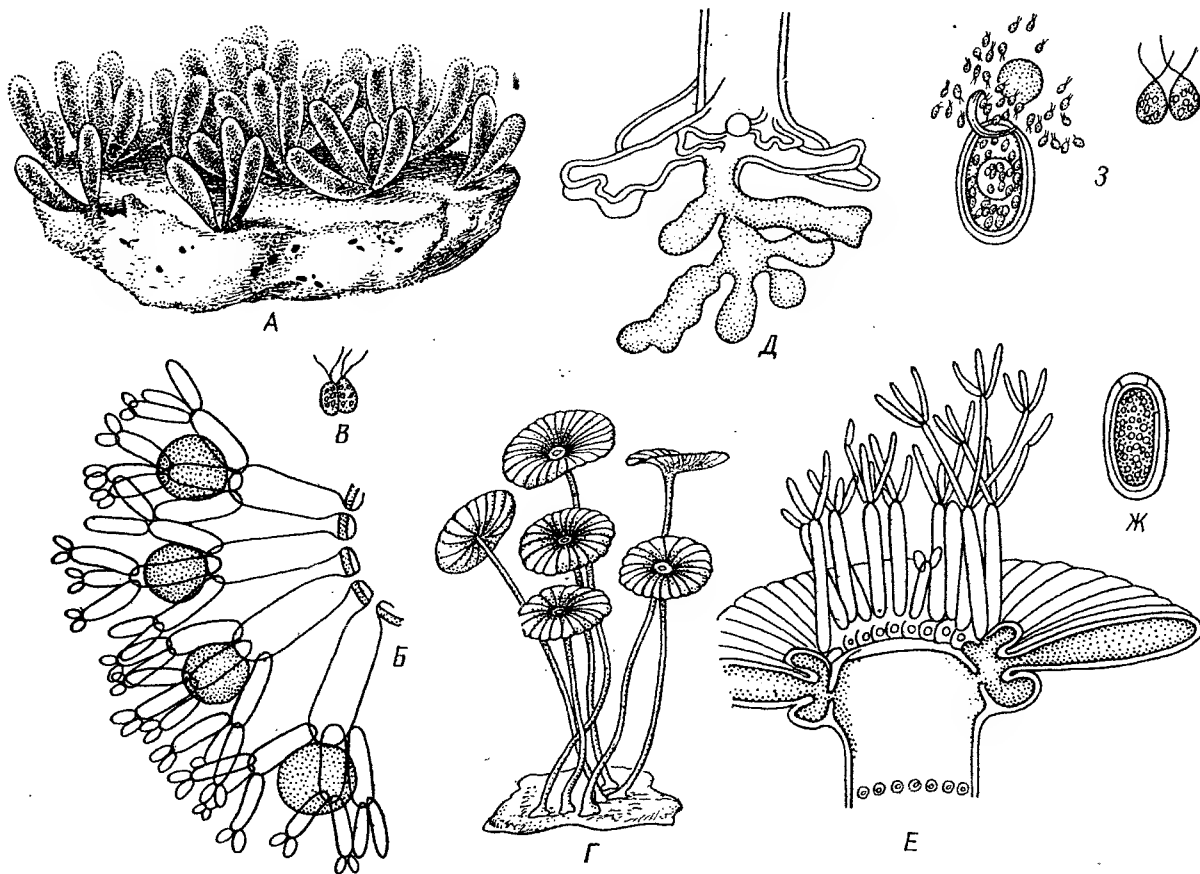


Рис. 113. А—В—*Dasycladus*. А—общий вид в натуральную величину; В—поперечный разрез центрального пузыря с мутовкой боковых ветвей и гаметангиями; В—копуляция гамет; Г—З—*Acetabularia*: Г—внешний вид; Д—лопастный ризоид; Е—плодущая мутовка гаметангиев—«шляпка»; Ж—циста; З—прорастание цисты и выход гамет

нии от основания центральный пузырь несет плотно расположенные чередующиеся мутовки из 10—15 боковых ветвей, способных давать ветви второго и третьего порядка. Веточки отделены друг от друга и от главной оси заметными перетяжками, оставляющими очень узкое сообщение. Стенка центрального пузыря между местами отхождения веточек первого порядка сильно утолщена, слоиста и наружные слои ее импрегнированы (насыщены) карбонатом кальция. Сферические гаметангии образуются на верхушках веточек первого порядка и раньше, чем отделиться перегородкой, вмещают большую часть зеленого содержимого соседних веточек. В результате гаметангии оказываются темно-зелеными, а окружающие части таллома — бледными. Оболочка гаметангиев у дазикладуса лишена извести, содержимое их непосредственно распадается на двужгутиковые изогаметы. Они попарно копулируют, и зигота без периода покоя вырастает в новую особь.

У ацетабулярии (*Acetabularia*) вертикальная ось, часто называемая стебельком и достигающая 3—5 см (у некоторых видов до 18) в длину, прикрепляется к субстрату с помощью лопастного ризоида.

На вершине ее сначала образуются мутовки стерильных веточек, а в конце цикла развития¹ возникает плодущая мутовка, состоящая из гаметангиев. У средиземноморской *A. mediterranea* (рис. 113, Г—З) гаметангии срастаются своими боками, формируя шляпки или зонтики. У другого вида — *A. crenulata*, встречающегося в Карибском море, зонтик состоит из долек (гаметангиев), имеющих форму банана и радиально расходящихся от верхушки стебелька. Лучи зонтика (шляпки) — гаметангии — сначала сообщаются с полостью стебелька. До этой стадии ацетабулярия не только одноклеточное, но и одноядерное в отличие от большинства сифоновых водорослей растение. Одно гигантское ядро находится в ризоиде. Только после того как сформировалась плодущая мутовка гаметангиев, ядро в ризоиде распадается на массу мелких ядер, которые с током цитоплазмы по стебельку переходят в гаметангии. Гаметангии отделяются от стебелька перегородкой и их многоядерное содержимое распадается на шаровидные клетки, одевающиеся оболочкой, — цисты. В цистах, освобождающихся после разрушения гаметангиев, позднее, после ряда ядерных делений, из которых последнее носит редуционный характер², формируются двужгутиковые изогаметы. Цисты вскрываются крышечкой, через которую выходят гаметы. Зигота развивается в диплоидное растение.

На протяжении большей части жизненного цикла — до наступления размножения — ацетабулярия не только одноклеточна, но и одноядерна, причем ядро локализовано в строго определенном, легко распознаваемом месте — ризоиде. Это обстоятельство сделало ее идеальным объектом для изучения взаимоотношений между ядром и цитоплазмой в живой клетке, чему благоприятствует также способность к быстрой регенерации и исключительная живучесть гигантского ядра ацетабулярии. Его можно извлечь из клетки, отмыть в растворе сахарозы и снова имплантировать в клетку. Ниже приводятся результаты некоторых опытов с этим объектом.

Для получения безъядерной клетки ацетабулярии достаточно отрезать ризоид. Оказалось, что лишенная ядра клетка оставалась живой и активной в течение нескольких месяцев, росла в длину и даже формировала «зонтик» (мутовку гаметангиев), в котором, разумеется, цисты не развивались, так как не было ядер. Однако эта способность безъядерного фрагмента расти и формировать новые структуры обусловлена накоплением в нем вещества ядерного происхождения. Если после первого разреза сразу сделать второй, то полученный средний участок клетки к регенерации зонтика не способен. Если же второй разрез сделать через несколько дней, то средний участок, находившийся в контакте с ризоидом, содержащим ядро, способен сформировать зонтик. Что дело здесь именно в ядре, доказывалось и пересадкой в изолированный средний участок ядра, отмытого от цитоплазмы (рис. 114).

¹ В природе цикл развития растягивается на несколько (2—3) лет, в лаборатории он может быть сокращен до 6 месяцев.

² Согласно другой точке зрения редуционное деление происходит гораздо раньше — при распаде гигантского ядра ризоида.

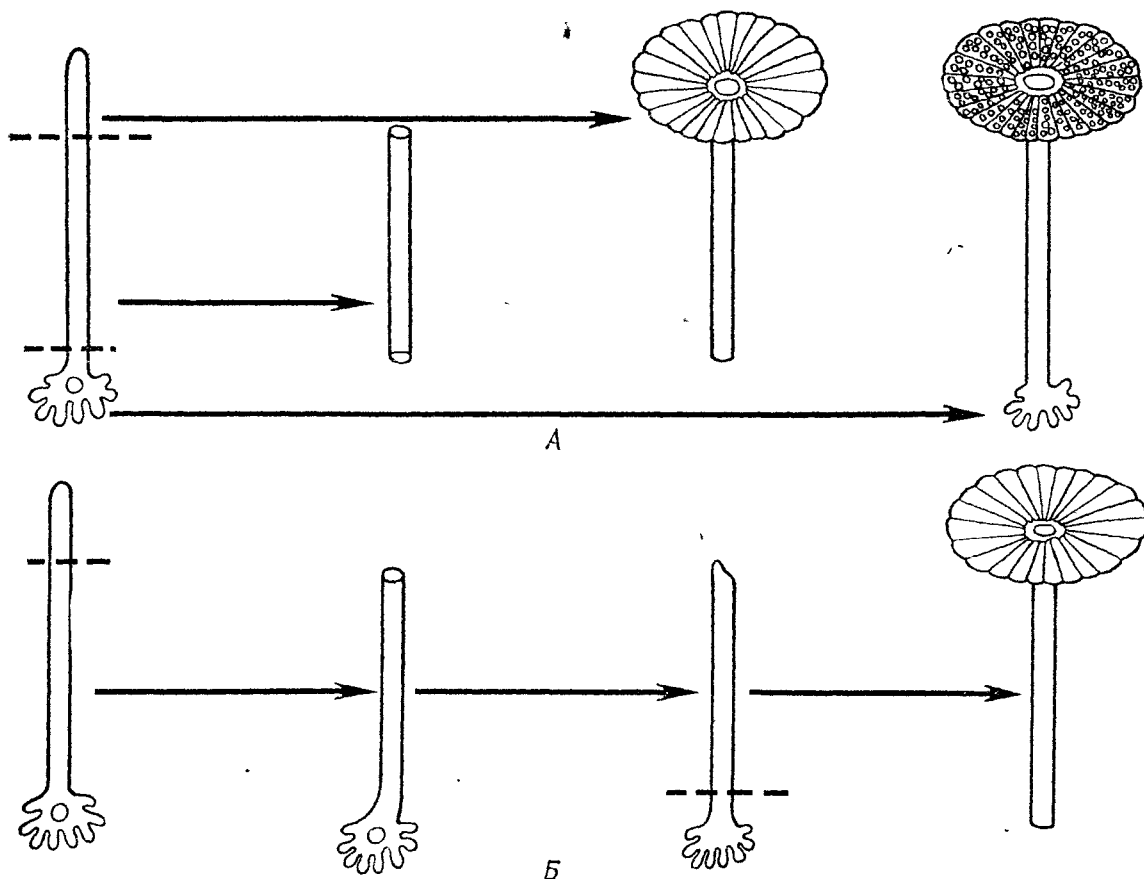


Рис. 114. Схемы некоторых опытов, проведенных с клеткой *Acetabularia*. А — эксперименты с разрезанием ацетабулярии на части позволяют выявить влияние ядра на рост клетки (молодую клетку перерезают в двух местах; средний отрезок остается живым, но не растет, у верхнего отрезка образуется шляпка, базальная часть развивается в зрелую клетку с цистами); Б — эксперимент, в котором обнаруживается роль фактора времени (отрезают верхушку клетки (слева), а оставшуюся часть через несколько дней разрезают надвое; верхняя часть, бывшая ранее средней, под влиянием ядра приобретает способность к развитию)

Таким образом, ядро ацетабулярии, несомненно, выделяет вещество, которое диффундирует и накапливается в верхнем участке клетки и которое контролирует способность клетки к росту и формированию «зонтика».

При введении ядра от одного вида в безъядерный участок другого вида образуется зонтик, характерный для вида, которому принадлежало ядро, т. е. диффундирующий из ядра фактор несет специфическую наследственную информацию (рис. 115). Дальнейшие исследования показали, что, как и в других изученных механизмах передачи генетической информации, посредниками являются, по-видимому, молекулы РНК.

В других опытах было продемонстрировано влияние цитоплазмы на ядро: при пересадке зрелого зонтика на верхушку молодой клетки ее ядро начинало преждевременно делиться.

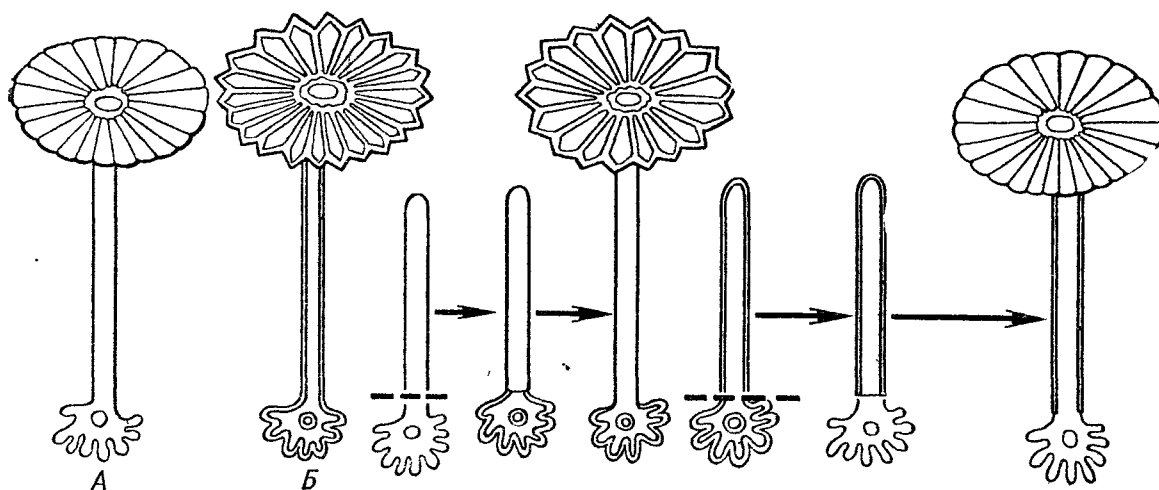


Рис. 115. Схема опыта, демонстрирующего роль ядра у *Acetabularia*, при межвидовой пересадке ядер. Слева виды *A. mediterranea* (А) и *A. crenulata* (Б). У *A. mediterranea* отрезают ризоид, содержащий ядро, и к стебельку приживляют ризоид от клетки *A. crenulata* — на стебельке образуется шляпка, характерная для *A. crenulata*. Аналогичный результат получается при пересадке ризоида *A. mediterranea* на стебелек *A. crenulata*

В последние годы удалось получить культуры ацетабулярии, не содержащие бактерий (бактериально чистые). Они позволили продемонстрировать биохимически присутствие ДНК в других органеллах (помимо ядра). Такие органеллы, как митохондрии и хлоропласты, можно выделить из разрушенных клеток и проанализировать. Анализ показал, что они содержат ДНК, но в весьма малых количествах. Поэтому необходима уверенность, что эта ДНК не попала из разрушенных ядер или сопутствующих бактерий. Для этого у ацетабулярии достаточно от стерильной клетки отрезать ризоидальный конец, а из оставшегося таллома выделить хлоропласты. Оказалось, что они действительно содержат ДНК.

У ацетабулярии, как и у других сифоновых водорослей, изучалось движение цитоплазмы, в частности выяснилось влияние АТФ на движение цитоплазмы.

Порядок сифоноталловые — Siphonocladales

Сюда относятся водоросли, имеющие сифоноталловую структуру, т. е. представленные многоклеточными талломами, сложенными из многоклеточных клеток. Представителями могут служить роды кладофора (*Cladophora*) и близкий к ней ризоклоним (*Rhizoclonium*), а также сфероплея (*Sphaeroplea*) и валония (*Valonia*).

Род кладофора (*Cladophora*), виды которой распространены как в море, так и в пресных водах, имеет нитчатый, обильно разветвленный таллом, состоящий из вытянутых цилиндрических клеток (рис. 116). Под толстой и слоистой, не ослизняющейся оболочкой располагается постенная цитоплазма, содержащая многочисленные клеточные ядра,

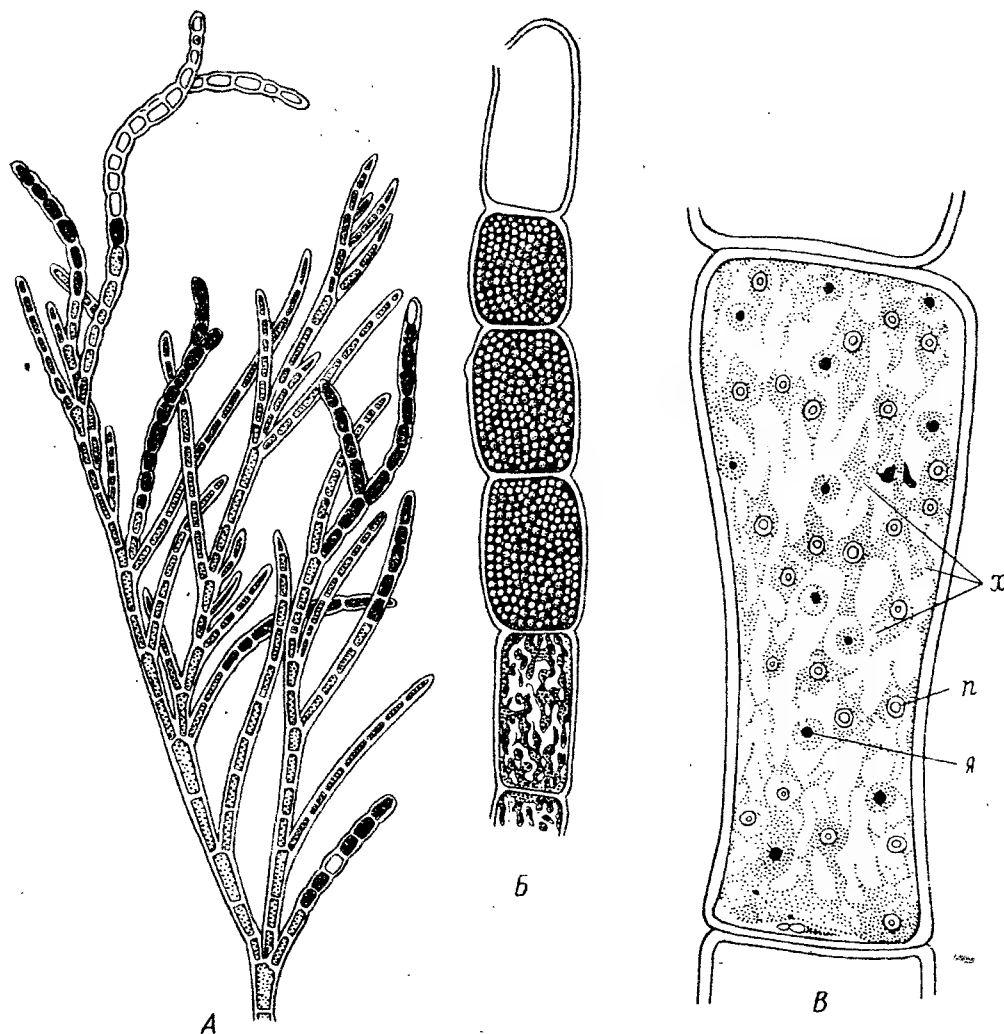
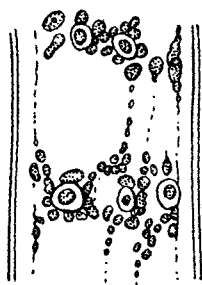


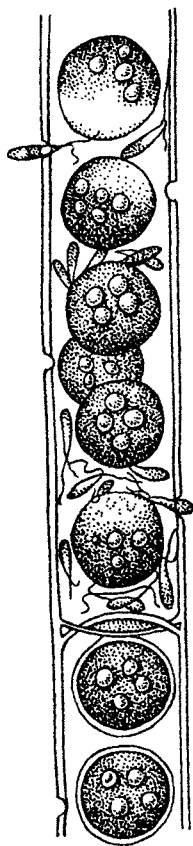
Рис. 116. *Cladophora*. А — часть нити с зооспорангиями (темные клетки); Б — зооспорангии; В — многоядерная клетка:
п — пиреноиды, я — ядра, х — хроматофор

и постенный сетчатый хроматофор со многими пиреноидами¹. Талломы кладофоры, прикрепленные в молодом состоянии к субстрату, позднее могут отрываться и, разрастаясь, образовывать скопления «тины» грязно-зеленого цвета, неслизистые на ощупь. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, развивающимися в большом количестве в клетках, не отличимых по форме от обычных вегетативных. Зооспоры двух- или четырехжгутиковые, выходят через боковое отверстие в стенке. Половой процесс изогамный, гаметы двужгутиковые, мельче зооспор. У ряда морских видов кладофоры установлена изоморфная смена генераций. У этих видов гаметы и зооспоры всегда развиваются на разных растениях: первые на гаплоидных — гаметофитах, вторые на диплоидных — спорофитах. Перед образованием зооспор ядро редуционно делится. Зооспоры развиваются в гаплоидные гаметофиты, внешне неот-

¹ Наблюдение в электронном микроскопе показало, что клетки кладофоры содержат много мелких дискретных хлоропластов, расположение которых напоминает сеть.



А



Б

Рис. 117. *Sphaeroplea*. А — часть клетки с двумя хроматофорами; Б — оплодотворение

личимые от спорофита, но размножающиеся только половым путем. Зигота сразу прорастает в диплоидный спорофит.

У встречающейся в пресных водах *C. glomerata* иной цикл развития. Этот вид является диплонтотом: редукционное деление предшествует образованию гамет, кроме того, наблюдается бесполое размножение посредством зооспор, перед формированием которых редукционное деление отсутствует, так что зооспоры содержат диплоидное ядро и развиваются в диплоидные талломы.

У *C. sauteri* и ряда других видов (выделяемых некоторыми систематиками в особый род *Aegagropila*) нити срастаются, образуя зеленые шары, достигающие размеров крупного апельсина. Такие шары или лежат на дне водоемов, или всплывают на поверхность воды. Шары формируются из нитей, по-видимому, при поступательно-возвратном движении воды на мелководье, что наблюдается не только у кладофор, но и у других водорослей, например у *Caulerpa racemosa*. В последние годы такие компактные шары удалось получить экспериментально при культуре *Cladophora minima* на качалке, где среда с нитями двигалась от одного края Т-образного сосуда к другому. В спокойной среде водоросль росла в виде рыхло перепутанных пучков.

Род ризоклонииум (*Rhizoclonium*) отличается от кладофоры почти полным отсутствием ветвления.

Встречающийся в СССР ранней весной в мелких водоемах род сфероплея (*Sphaeroplea*, рис. 117) имеет нитчатый неразветвленный таллом, с самого начала неприкрепленный. Нить состоит из очень сильно вытянутых цилиндрических клеток, содержащих большое количество (до 70) парietальных хроматофоров в виде колец с гладкими или изрезанными краями; несколько пиреноидов располагаются в них в один ряд. Каждый кольчатый хроматофор занимает периферию цитоплазматического диска, тянущегося поперек клетки. Эти диски делят центральную полость клетки на ряд крупных вакуолей, чередующихся с хроматофорами. Каждый диск содержит обычно немного ядер (два, иногда одно). Вся клетка, таким образом, многоядерная.

Бесполого размножения у сфероплей нет. Помимо фрагментации нити наблюдается половой процесс, к которому сфероплея легко переходит при понижении в среде содержания азота. Половой процесс оогамный. В отличие от других оогамных нитчатых зеленых водорослей клетки сфероплей, превращающиеся в оогонии и антеридии, не изменяют своей формы. У *Sph. annulina* нити обоеполюе. В оогониях рано нарушается кольчатое расположение хроматофоров, вся цитоплазма постепенно распадается на многочисленные сферические яйцеклетки с

темно-зеленым содержимым. Во время образования яйцеклеток (одноядерных) ядра в оогонии не делятся. В антеридиях кольчатое расположение хроматофоров сохраняется до поздних стадий. Хроматофоры желтеют, ядра многократно делятся, цитоплазма распадается на несколько тысяч одноядерных участков, которые превращаются в вытянутые двужгутиковые сперматозоиды желтого цвета. Сперматозоиды выходят через небольшие отверстия в боковых стенках антеридия. Такие же отверстия возникают и в стенках оогония; через них в воду диффундируют половые вещества, хемотаксически привлекающие сперматозоиды. У отверстий в стенках оогония сперматозоиды скапливаются большими группами и, толкаясь, прорываются внутрь оогония, где, быстро двигаясь, приводят своими толчками в движение и яйцеклетки. После слияния со сперматозоидом каждая яйцеклетка одевается гладкой бесцветной тонкой первичной оболочкой, под которой позднее вырабатывается более толстая вторичная оболочка с неровными звездчатыми контурами. Под давлением ее первичная оболочка разрывается и сбрасывается. В зрелых оогониях в больших количествах можно наблюдать такие пустые оболочки, лежащие вдоль зрелых ооспор. Содержимое ооспор окрашено в кирпично-красный цвет. Ооспоры зимуют и весной прорастают (по-видимому, после редукционного деления ядра), образуя, как правило, четыре двужгутиковые зооспоры. Последние еще во время движения, не достигнув субстрата, вырабатывают оболочку. Прекратив движение, зооспоры вытягиваются и формируют веретеновидный проросток, вырастающий с двух концов в нить, с самого начала неприкрепленную.

У приведенных выше родов многоклеточный таллом образуется и растет в результате деления клетки пополам врастающей поперечной перегородкой. В отличие от них у рода валония (*Valonia*) многоклеточность возникает в онтогенезе поздно и в результате отделения от старых клеток более молодых, неравновеликих им, значительно меньших по размерам. Большинство видов валонии обитает в тропических и субтропических морях. Молодые растения обычного сифонового строения состоят из макроскопически крупного пузыря, прикрепленного к субстрату ризоидом. Позднее в любом месте от поверхности пузыря перегородкой в виде часового стекла отчленяются маленькие линзовидные клетки, особенно мелкие у основания пузыря (рис. 118, Б). Эти так называемые маргинальные (краевые) клетки у основания пузыря вырастают во вторичные ризоиды, часто имеющие лопастные окончания.

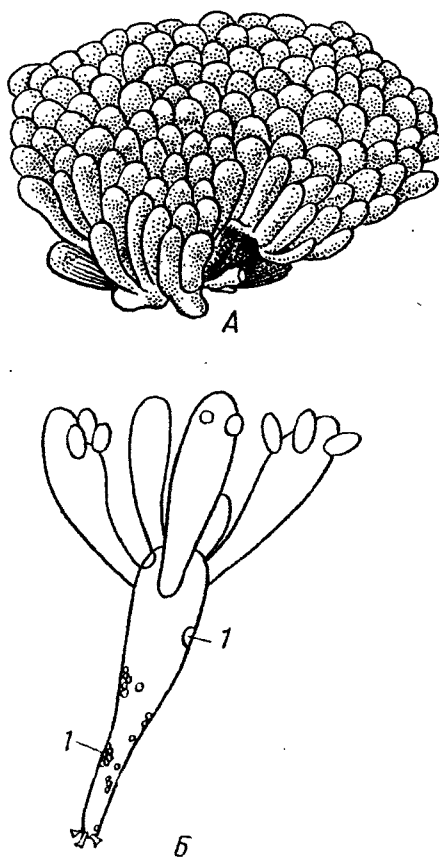


Рис. 118. *Valonia*. А — внешний вид таллома; Б — пузырь с маргинальными клетками (1) и ветвями

У многих видов некоторые из более крупных маргинальных клеток на верхушке пузыря образуют ветви, которые повторяют строение первичного пузыря и могут дать начало пузырям третьего порядка (рис. 118, Б). Размножение бесполое — зооспорами, половой процесс — гетерогамия; редукционное деление происходит перед образованием гамет.

Некоторые виды валонии, у которых большая часть таллома представлена пузыревидной многоядерной клеткой, достигающей нескольких сантиметров в диаметре и содержащей громадную вакуоль, — излюбленные объекты для изучения клеточной проницаемости и аккумуляции веществ в клетке, а также биоэлектрических явлений.

* * *

Класс равножгутиковые, или собственно зеленые водоросли, — центральный класс в отделе зеленых водорослей. В жизненном цикле имеются монадные клетки с изоконтными и изоморфными жгутиками. Как уже отмечалось, начальным звеном эволюции этих водорослей следует считать монадные формы, объединяемые в порядок вольвоксовые. От одноклеточных монадных форм, таких, как хламидомонада, произошли, с одной стороны, тетраспоровые (нередко относимые в качестве подпорядка или семейства к порядку вольвоксовые), с другой — хлорококковые. В пользу последнего заключения свидетельствует факт существования промежуточных форм между вольвоксовыми и хлорококковыми — коккоидных форм, сохранивших в протопласте пульсирующие вакуоли и глазки — атрибуты монадной организации.

Относительно происхождения улотриковых — простейших нитчатых зеленых водорослей — существуют разные взгляды. Одни ведут их происхождение от одноклеточных монадных форм, другие — от пальмеллоидных. Из улотриковых легко выводятся пластинчатые ульвовые, часто включаемые как подпорядок или семейство в порядок улотриковые, и хетофоровые, у которых нитчатый таллом претерпел усложнение — дифференцировку на распростертую и вертикальную системы. Эдогониевые стоят несколько особняком благодаря характерным стефаноконтным монадным клеткам, своеобразному делению клетки с образованием колпачков. Однако нитчатый таллом сближает их с улотриковыми. Бриопсидовые (сифоновые) водоросли многие авторы выводят из хлорококковых, называя в качестве переходных такие многоядерные формы, как протосифон. Однако другие авторы считают неправильным искать предков сифоновых водорослей среди современных хлорококковых, ссылаясь на то, что сифоновые водоросли — очень древняя группа¹, приуроченная к тропическим и субтропическим морям, тогда как хлорококковые — в основном пресноводные и наземные и, возможно, более позднего происхождения. Согласно этой последней точке зрения сифоновые произошли от каких-то морских одноклеточных форм, в настоящее время не сохранившихся. Сходство же многоядер-

¹ Ископаемые остатки самых древних представителей дазикладовых, хорошо сохранившиеся благодаря обызвествлению клеточных стенок, известны с раннего палеозоя, расцвет их происходит в позднем палеозое и мезозое.

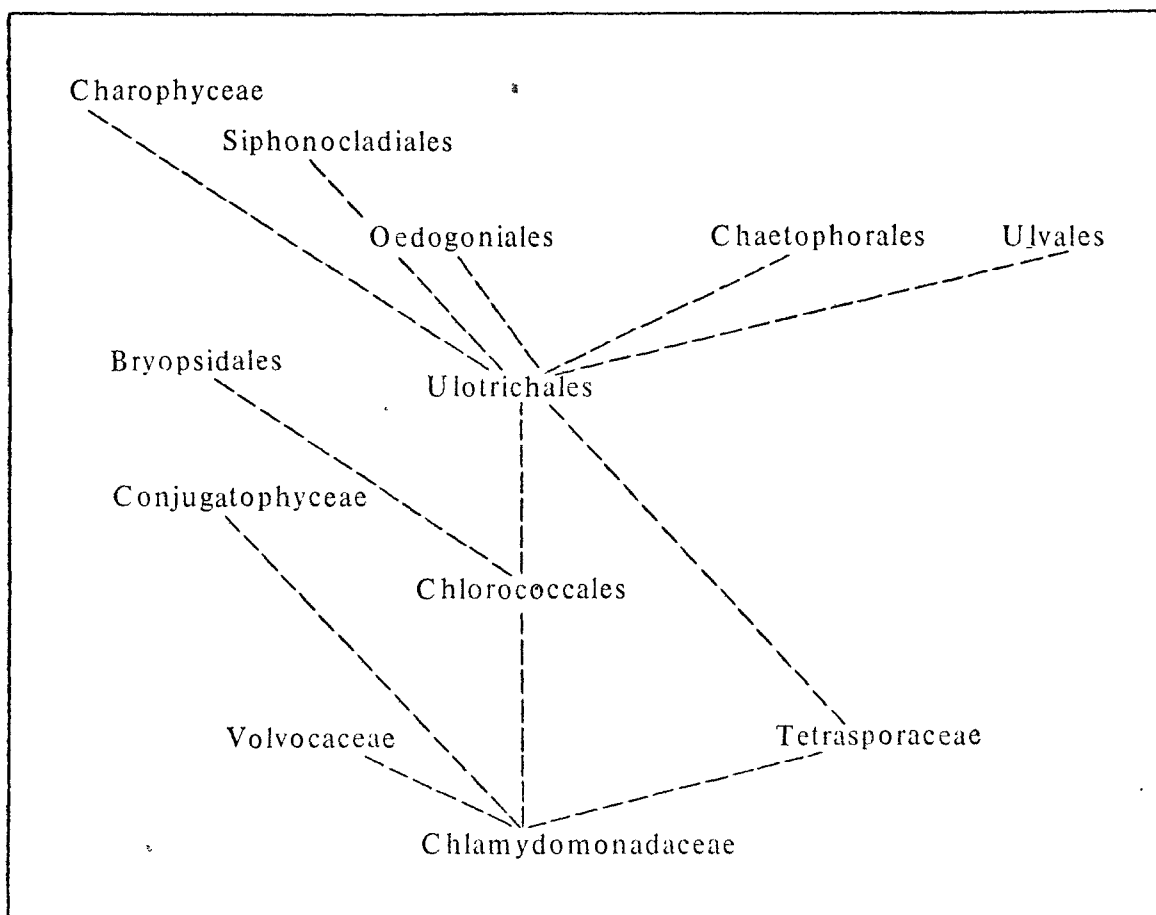


Рис. 119. Схема филогенеза равножгутиковых зеленых водорослей

ных современных хлорококковых с сифоновыми говорит не о непосредственном родстве двух этих групп, а о том, что переход к многоядерности среди зеленых водорослей мог совершаться многократно и независимо. Одни авторы выводят сифонотрихальные из улотрихальных (рис. 119), другие, отмечая, что для всех их в онтогенезе характерна сифоновая структура, считают, что они берут начало от какого-то общего с сифоновыми предка. Об общности происхождения этих двух порядков, возможно, свидетельствует и приуроченность их к тропическим и субтропическим морям.

КЛАСС КОНЬЮГАТЫ, ИЛИ СЦЕПЛЯНКИ, — CONJUGATORPHYCEAE

Относящиеся сюда одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли отличаются полным отсутствием в жизненном цикле жгутиковых стадий, так как бесполого размножения с помощью зооспор у них нет, а половой процесс — конъюгация — заключается в слиянии амeboидных протопластов обычных вегетативных клеток. Помимо конъюгации широко распространено вегетативное размножение. Для подавляющего боль-

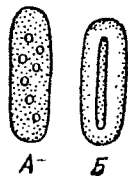


Рис. 120. Строение клетки *Mesotaenium*. А — пластинка хроматофора в плане; Б — хроматофор повернут и виден в профиль

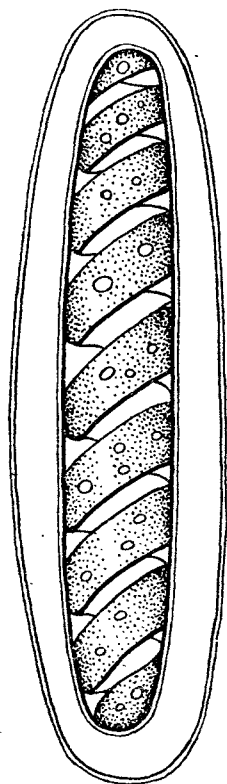


Рис. 122. *Spirotaenia*. Строение клетки

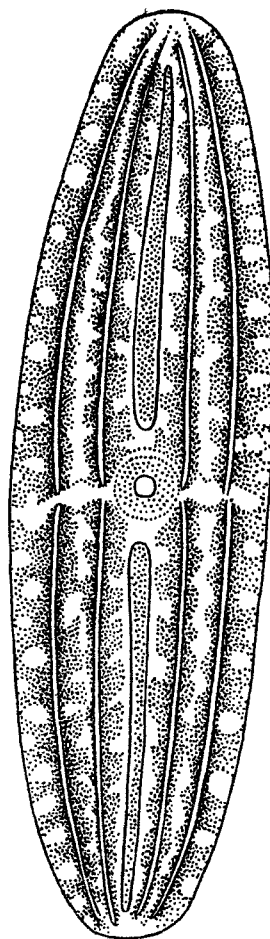
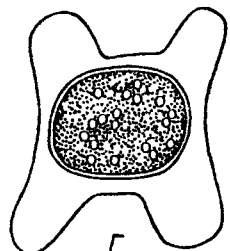
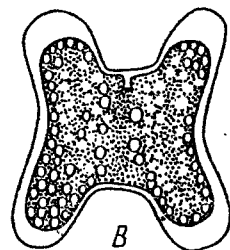
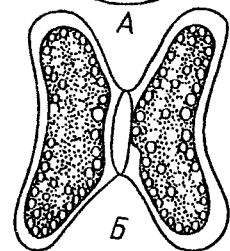


Рис. 121. *Netrium*. А — строение клетки; Б, В, Г — последовательные стадии конъюгации



шинства конъюгат характерен центральный, осевой хроматофор, парietальный хроматофор встречается сравнительно редко. Большинство пресноводные формы, некоторые живут на почве и в солоноватых водах.

Класс включает четыре порядка, из которых главные: мезотениевые — *Mesotaeniales*, зигнемовые — *Zygnematales* и десмидиевые — *Desmidiaceae*. Для представителей первых двух порядков характерна цельная сплошная оболочка без пор, у десмидиевых клеточная оболочка состоит из двух или более частей и пронизана сложно устроенными порами.

Порядок мезотениевые — *Mesotaeniales*

Одноклеточные формы. Клетки обычно цилиндрические, с закругленными концами, в поперечном сечении всегда округлые. Клетка одета сплошной гладкой оболочкой, поверх которой имеется слизистая обертка. Одоядерные клетки содержат хроматофоры, различающиеся у разных родов по форме. У рода мезотениум (*Mesotaenium*) хроматофор в виде осевой пластинки, с одним или несколькими пиреноидами; в зависимости от положения клетки хроматофор можно видеть или с его широкой стороны, или в профиль (рис. 120). У родов цилиндроцистис (*Cylindrocystis*) и нетриум (*Netrium*) в клетке имеется по два центральных в поперечном сечении звездчатых хроматофора, состоящих из массивной осевой части, содержащей пиреноид, и расходящихся по радиусам пластинок, у нетриума сильно изрезанных по краям (рис. 121, А).

У рода спиротения (*Spirotaenia*) хроматофоры парietальные, в виде

спиральных лент с пиреноидами (рис. 122). Размножение мезотениевых вегетативное, путем деления клеток в поперечной плоскости. Половой процесс — конъюгация. Конъюгирующие клетки, обычно погруженные в общую слизь, располагаются своими длинными осями или параллельно друг другу, или под прямым углом и в месте контакта образуют навстречу друг другу отростки. По мере удлинения отростков конъюгирующие индивиды несколько раздвигаются (рис. 121, Б). При растворении стенок в месте стыка отростков возникает конъюгационный канал, внутри которого встречаются и сливаются протопласты конъюгирующих клеток (рис. 121, В, Г). Зигота одевается толстой многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя. При прорастании зиготы копуляционное диплоидное ядро делится дважды, причем число хромосом редуцируется. Как правило, все четыре гаплоидных ядра жизнеспособны. При прорастании зиготы, как правило, формируются четыре новых индивида. Однако у нетриума из четырех гаплоидных ядер обычно остаются жизнеспособными только два, и соответственно при прорастании зиготы развиваются только два проростка (реже четыре).

Мезотениевые распространены в торфяных болотах, некоторые виды мезотениума и цилиндроцистиса встречаются на сырой земле, образуя слизистые скопления.

Порядок зигнемовые — Zygnematales

Сюда относятся самые обычные нитчатые пресноводные водоросли. Все они, как правило, неветвящиеся, состоят из одного ряда цилиндрических клеток, одетых цельной оболочкой без пор и слизистым чехлом.

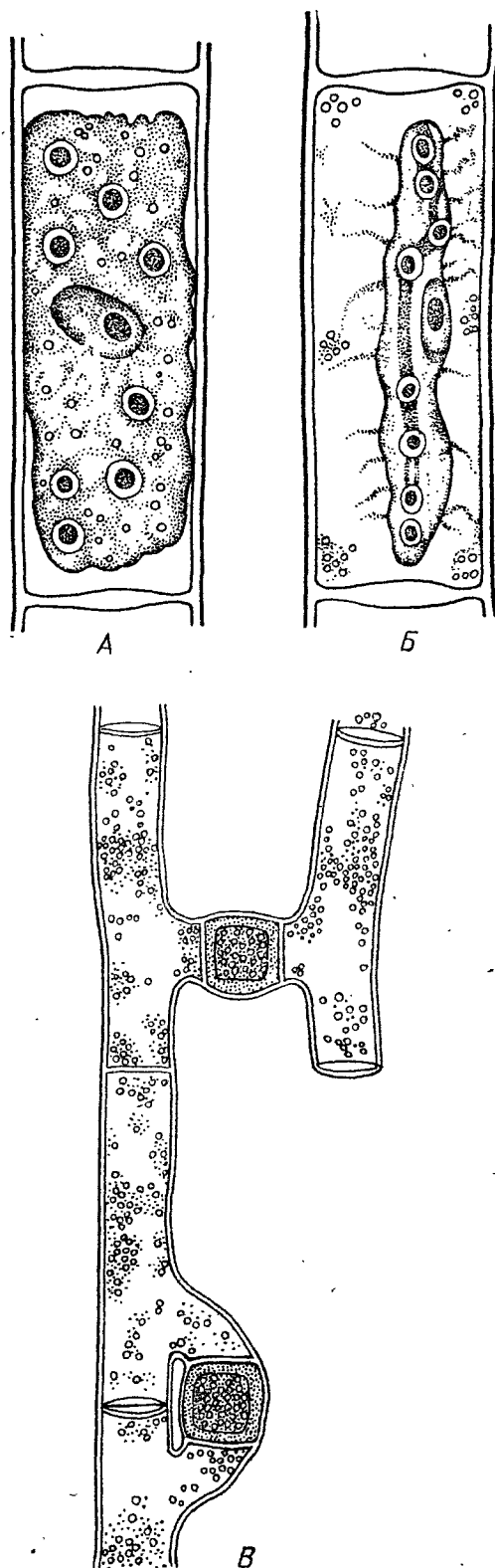


Рис. 123. *Mougeotia*. А — пластинка хроматофора в плане; Б — хроматофор повернут и виден в профиль; В — конъюгация: лестничная сверху, боковая внизу

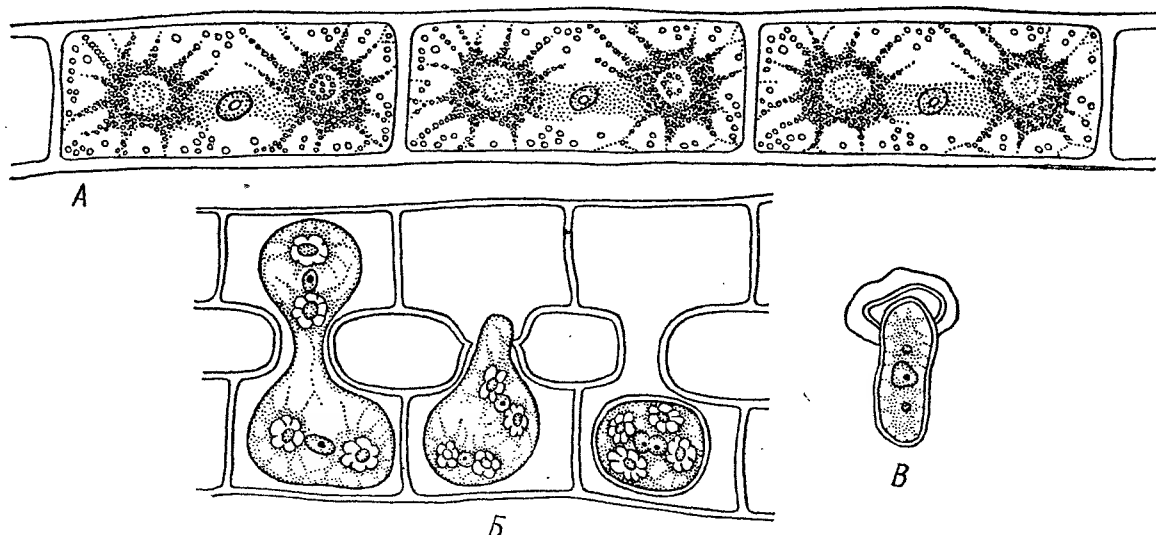


Рис. 124. *Zygnema*. А — строение клетки; Б — конъюгация; В — прорастание зиготы

Благодаря чехлу нити зигнемовых и их скопления слизистые на ощупь в отличие от скоплений (тины), образованных другими нитчатками, например кладофорой. Центр клетки занят крупной вакуолью, цитоплазма занимает постенное положение. Хроматофоры у зигнемовых тех же трех типов, что и у мезотениевых. У рода мужоция (*Mougeotia*, рис. 123, А, Б) — в виде плоской осевой пластинки с несколькими пиреноидами. Хроматофор мужоции своей широкой стороной обращен к свету, если же освещение чрезмерно, пластинка может повернуться на 90° и стать к свету в профиль. Такой поворот занимает около 30 мин. Два осевых звездчатых хроматофора, каждый с крупным центральным пиреноидом, наблюдаются у рода зигнема (*Zygnema*, рис. 124, А). Хроматофоры в виде одной или многих лент, расположенных в постенной цитоплазме и опоясывающих клетку по спирали, характерны для наиболее широко распространенного рода спирогиры (*Spirogyra*, рис. 125, А). Лентовидные хроматофоры спирогиры обычно имеют неровные городчатые края, и у многих видов вдоль ленты по середине проходит гребень, вдающийся внутрь клетки, — темная полоса вдоль ленты. По средней линии хроматофора расположены пиреноиды, окруженные крахмальными зернами. Одно ядро всегда расположено в центре клетки: у мужоции оно прижато к одной стороне хроматофора (рис. 123, А), у зигнемы — между двумя хроматофорами (рис. 124, А), а у спирогиры ядро, окруженное слоем цитоплазмы, подвешено на цитоплазматических тяжах, отходящих от постенной цитоплазмы, в центре вакуоли (рис. 125, А). Любая клетка нити способна к росту и делению. После деления ядра образуется поперечная перегородка, разрезающая хроматофоры спирогиры пополам, у мужоции и зигнемы деление хроматофоров предшествует формированию поперечной перегородки.

Вегетативное размножение осуществляется благодаря разрыву нитей на отдельные фрагменты в результате отмирания промежуточных клеток, и даже отдельные клетки могут вырасти в новые нити.

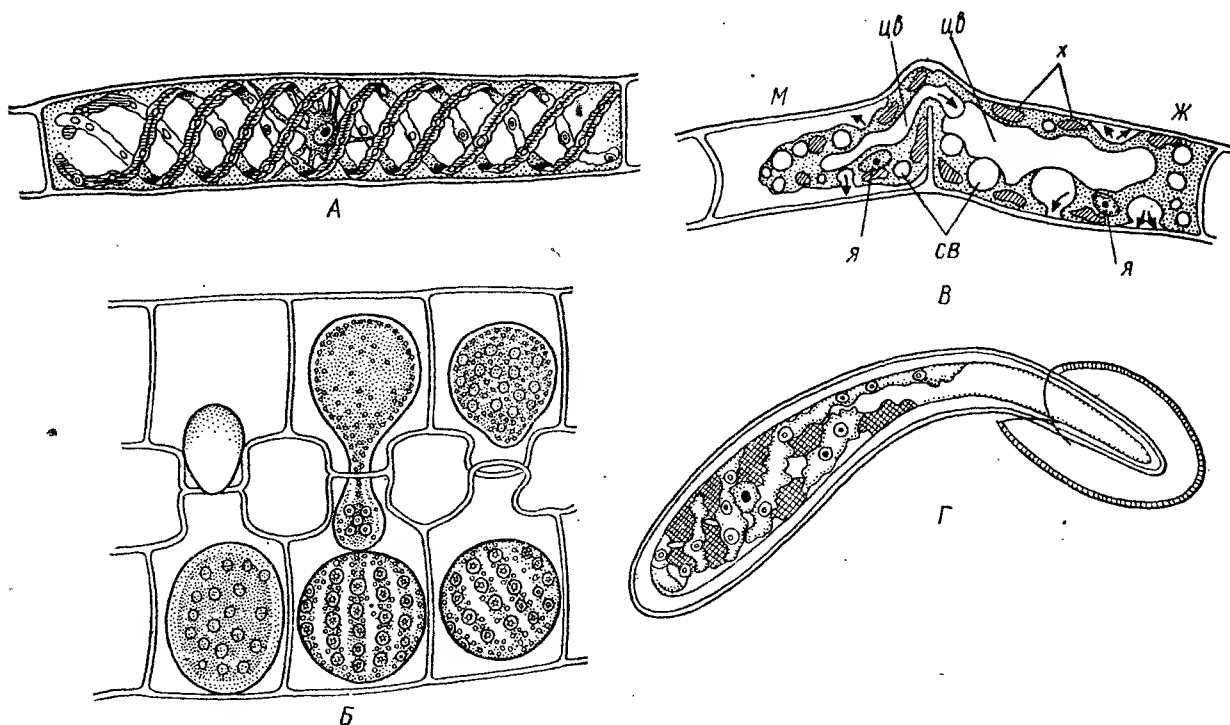


Рис. 125. *Spirogyra*. А — строение клетки; Б — конъюгация лестничная; В — конъюгация боковая; Г — прорастание зиготы:

Ж — женская гамета, М — мужская гамета; х — хлоропласт, я — ядро, цв — центральная вакуоль, св — сократительные вакуоли

Половой процесс — конъюгация. Наиболее обычна так называемая лестничная конъюгация, которая происходит между клетками двух нитей. Нити располагаются параллельно друг другу и вначале склеиваются слизью. Затем противолежащие клетки образуют навстречу друг другу выросты, которые соприкасаются и срастаются своими концами. Удлиняясь, выросты постепенно раздвигают нити, так что возникает фигура в виде лестницы (рис. 123, В; 124, Б; 125, Б). Стенки на соприкасающихся концах отростков растворяются, и возникает узкий канал, соединяющий полости конъюгирующих клеток. Оба протопласта, втянувшиеся в отростки, после растворения смежных стенок вступают в контакт. У всех видов спирогиры и у многих видов зигнемы протопласт одной из конъюгирующих клеток (отдающей) сокращается, отстает от стенок и постепенно проталкивается через канал в другую (воспринимающую) клетку, где и сливается с ее содержимым, образуя зиготу (рис. 124, Б; 125, Б, В). Сокращение протопласта обусловлено, по-видимому, тем, что жидкость из центральной вакуоли диффундирует в многочисленные пульсирующие вакуоли, появляющиеся в цитоплазме, которые выпрыскивают ее в пространство между протопластом и клеточной стенкой (рис. 125, В). Появление сократительных вакуолей и отставание протопласта от стенки наблюдается и в воспринимающей клетке, но значительно позднее, чем в клетке, отдающей свое содержимое.

Помимо лестничной у тех же видов можно наблюдать иной тип конъюгации — боковой. При боковой конъюгации отростки, а затем

канал возникают между соседними клетками одной и той же нити (рис. 123, Б; 125, В).

Поскольку поведение конъюгирующих клеток у спирогир и многих зигнем несколько различно (воспринимающие клетки, более пассивные, можно назвать женскими, отдающие клетки, более активные, — мужскими), половой процесс в этих случаях можно определить как физиологически анизогамный, хотя морфологически он изогамен: конъюгирующие клетки морфологически одинаковы. У других видов зигнем и у всех видов мужоций слияние протопластов и образование зиготы происходит в конъюгационном канале (рис. 123, В), как у мезотениевых. Здесь имеет место физиологическая изогамия, которая, как правило, сопровождается морфологической изогамией. Описан лишь один вид мужоции, где конъюгирующие клетки и нити различались морфологически, т. е. наблюдалась морфологическая анизогамия, и у этого вида зигота всегда формировалась в конъюгационном канале.

Образовавшаяся в результате слияния протопластов конъюгирующих клеток зигота округляется, выделяет толстую трехслойную оболочку и переходит в состояние покоя. В молодой зиготе еще можно различить хроматофоры обоих слившихся протопластов, позднее, в случае физиологической анизогамии, мужские хроматофоры разрушаются, остаются одни женские; при физиологической изогамии сохраняются все хроматофоры. Ядра сливаются незадолго до прорастания зиготы. При прорастании зигот зигнемовых (подробно изученном у спирогир А. Трендле, у многих видов зигнем — Л. И. Курсановым) происходит редукционное деление, причем из четырех гаплоидных ядер остается жизнеспособным только одно, соответственно развивается только один проросток (рис. 124, В; 125, Г).

Порядок десмидиевые — *Desmidiaceae*

Этот порядок, насчитывающий до нескольких тысяч видов, включает одноклеточные, реже нитчатые водоросли. Их клетки всегда состоят из двух симметричных половинок — полуклеток. У большинства родов в плоскости симметрии клетки имеется более или менее заметная перетяжка, исключение составляют род *Клостериум* и некоторые виды рода *Пениум*. Полуклетки могут быть самой разнообразной формы: цилиндрические с заостренными (*Клостериум*), закругленными (*Пениум*) или срезанными (*Плеуротениум*) концами, а также уплощенные (*Космариум*, *Эуаструм*) или даже дисковидные (*Микрастериас*). В разных положениях клетки выглядят неодинаково (см. рис. 127, 129, 131, 132). Полуклетки часто разделены более или менее глубокими вырезами на симметрично расположенные лопасти, углы их могут нести различные выросты.

Клеточная стенка десмидиевых всегда состоит из двух половинок, имеющих скошенные края, плотно находящих друг на друга в плоскости симметрии клетки. В оптическом микроскопе стенка двухслойная, наружный слой часто импрегнирован соединениями железа, имеет желтоватую окраску и может нести шипы, бородавочки и другие выросты, расположенные определенным образом. Стенка пронизана сложно устроенными порами, часто группирующимися вокруг основания шипов,

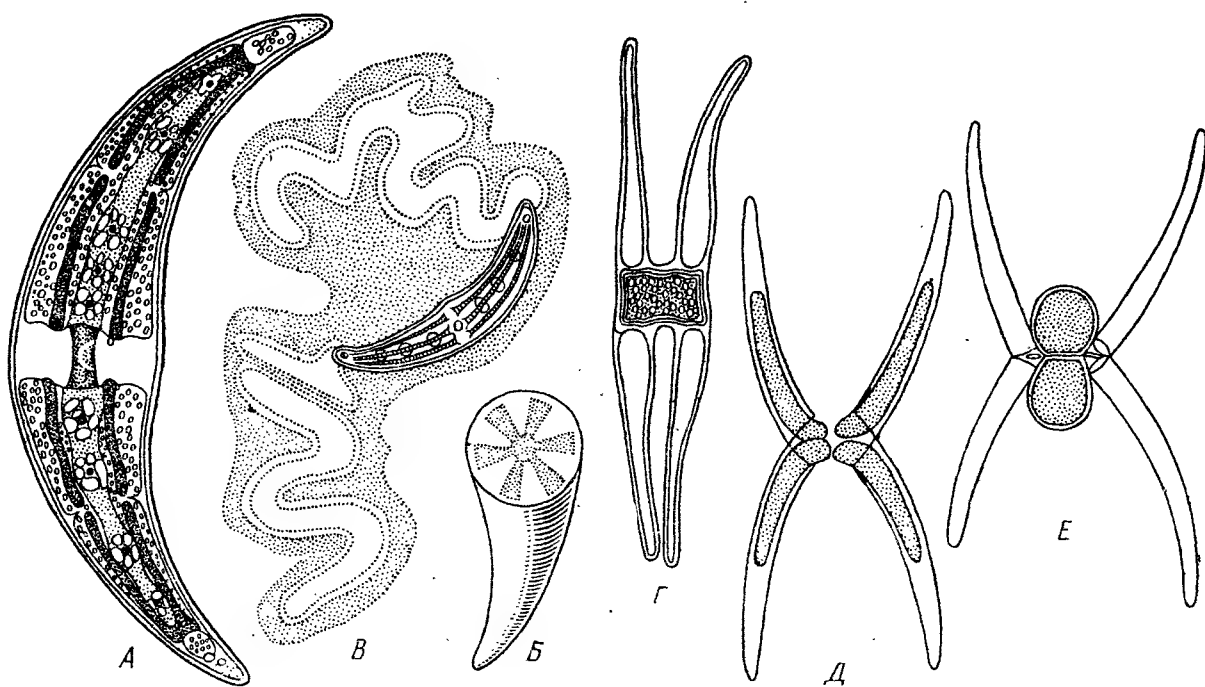


Рис. 126. *Closterium*. А — вид клетки сбоку; Б — поперечный разрез клетки; В — выделение масс слизи с концов клетки; Г — конъюгация; Д, Е — конъюгация с образованием двойных зигот

бородавок и других выростов стенки. Через поры выделяется слизь. Десмидиевы способны к слабому движению, находясь в контакте с субстратом. Движение обусловлено местным выделением слизи через специальные крупные поры, расположенные на концах клетки. В течение часа в этих местах могут выделиться неправильные червеобразные массы слизи, в два-три раза превышающие длину индивида (рис. 126, В).

Одно ядро находится в цитоплазме в области перешейка, соединяющего две полуклетки. Хроматофоры в большинстве случаев осевые, по одному в каждой клетке, хотя у многих видов космариума и некоторых других родов в каждой полуклетке может быть по два хроматофора. Такие осевые хлоропласты состоят из центральной — осевой части, у удлинённых форм, например у клостериума, имеющей палочковидную форму. От осевой части хлоропласта по радиусам расходится ряд пластинок или отростков. Пиреноиды обычно располагаются в центральной части хлоропласта. Реже хлоропласты постенные — парietальные, по-видимому, они произошли от центральных при расширении концов радиально расходящихся отростков в парietальные лопастные пластинки и при редукции осевой части хлоропласта. У форм с массивными осевыми хлоропластами вакуоли небольших размеров. У клостериума и плеуротениума на концах клетки имеются терминальные вакуоли, содержащие кристаллы гипса, которые обнаруживают броуновское движение.

Размножение вегетативное — делением клетки в плоскости симметрии, половой процесс — конъюгация.

Представителями одноклеточных десмидиевых могут служить роды клостериум (*Closterium*), космариум (*Cosmarium*), микрастериас (*Micrasterias*), стаураструм (*Staurastrum*) и эуаструм (*Euastrum*).

У клостериума (рис. 126, А) клетки веретеновидные, прямые или более или менее сильно изогнутые. Перетяжка в плоскости симметрии отсутствует. Стенка состоит из двух половинок, спаянных в плоскости симметрии. В ней имеются поры, особенно крупные на концах клетки. Через поры выделяется слизь, приподнимающая конец клетки, этот конец перекидывается вниз, и слизь начинает выделяться с другого конца клетки, которая таким образом «кувыркается» (рис. 126, В). В плоскости симметрии клетки, куда обычно не заходит

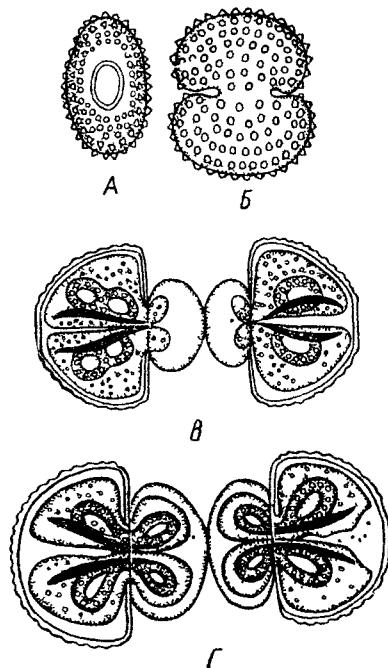


Рис. 127. *Cosmarium*. А — клетка сверху; Б — клетка спереди, В, Г — деление клетки

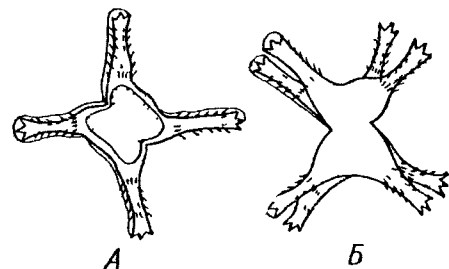


Рис. 128. *Staurastrum* А — клетка сверху; Б — клетка спереди

хлоропласт, находится одно крупное ядро, часто различимое даже в живом состоянии. Каждая полуклетка содержит по одному крупному центральному хлоропласту, состоящему из осевого стержня, от которого по радиусам расходятся несколько пластин. На поперечном разрезе хлоропласт имеет звездчатую форму (рис. 126, Б). На концах клетки находится по одной вакуоле с кристалликами гипса.

У рода космариум (*Cosmarium*, рис. 127, А, Б) клетки с глубокой перетяжкой, полуклетки разнообразной формы: округлые, пирамидальные, многоугольные. При рассматривании сверху клетка имеет эллиптические очертания, чем отличается от рода стаураструм (*Staurastrum*), клетка которого сверху выглядит треугольной или многоугольной (рис. 128).

У рода микрастериас (*Micrasterias*) клетки плоские, с глубокой перетяжкой. Каждая полуклетка разделена на две боковые и одну полярную (срединную) лопасти. Боковые лопасти, как правило, глубоко надрезаны (рис. 129).

У рода эуаструм (*Euastrum*) клетки большей частью удлинённой формы, с глубокой перетяжкой, полуклетка с широкоокруглыми лопастями, имеет на конце выемку (рис. 130).

Обычный способ вегетативного размножения десмидиевых — деле-

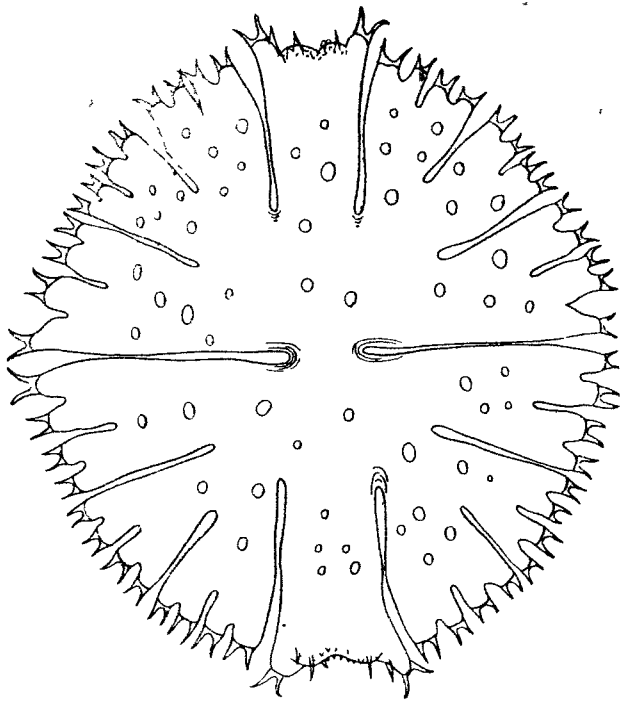


Рис. 129. *Micrasterias*

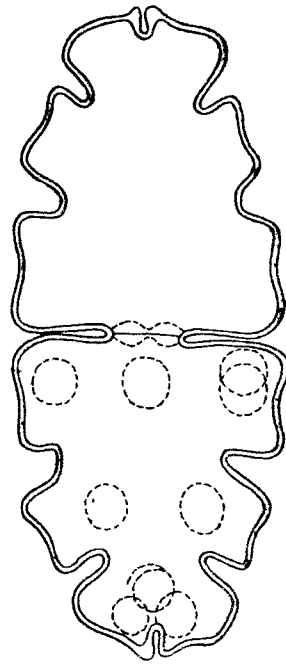


Рис. 130. *Euasstrum*

ние клетки на две в поперечной плоскости. Дочерние индивиды получают одну полуклетку от материнской клетки, а недостающую достраивают заново (рис. 127, В, Г).

При конъюгации две клетки сближаются и одеваются общей слизью. У некоторых, например у кластериума, в области симметрии от каждой конъюгирующей клетки развиваются отростки, которые соединяются, образуя конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты конъюгирующих клеток (рис. 126, Г). У многих десмидиевых половинки оболочек конъюгирующих клеток расходятся, протопласты освобождаются и сливаются (конъюгационный канал здесь не образуется). У некоторых видов (*Closterium lineatum* и др.) протопласт каждой конъюгирующей клетки предварительно делится, формируя две гаметы, которые освобождаются и попарно сливаются. Таким образом возникают «двойные» зиготы (рис. 126, Д, Е). Зрелые зиготы обычно одеты трехслойной оболочкой. При прорастании зиготы копуляционное ядро редуционно делится и из четырех гаплоидных ядер, как правило, два остаются жизнеспособными. Таким образом, у десмидиевых из зиготы образуются два проростка, хотя есть и исключения (у гиалотеки только один проросток).

Примерами нитчатых десмидиевых, у которых клетки при делении не разъединяются, а остаются плотно соединенными, могут служить роды десмидиум (*Desmidium*) и гиалотека (*Hyalotheca*). Их клетки, как и у одноклеточных десмидиевых, состоят из двух симметричных полуклеток, в плоскости симметрии имеется неглубокая перетяжка. Нити обычно скручены по спирали и одеты более или менее мощным слизистым чехлом. У разных видов десмидиума клетки при рассмат-

ривании сверху имеют или овальные (*D. cylindricum*) или треугольные очертания (*D. swartzii*). Таким образом, у *D. swartzii* нить имеет форму трехгранной призмы, а у *D. cylindricum* — эллиптического цилиндра. Поскольку нити скручены, выдающиеся ребра клеток у *D. swartzii* выглядят в виде темно-зеленой полосы, идущей косо вдоль нити (рис. 131). У *D. cylindricum* скручивание нити выражается в периодическом расширении и сужении ее в зависимости от того, широкой или узкой стороной повернута она к наблюдателю (рис. 132). У гиалотеки (*Hyalotheca*) нить цилиндри-

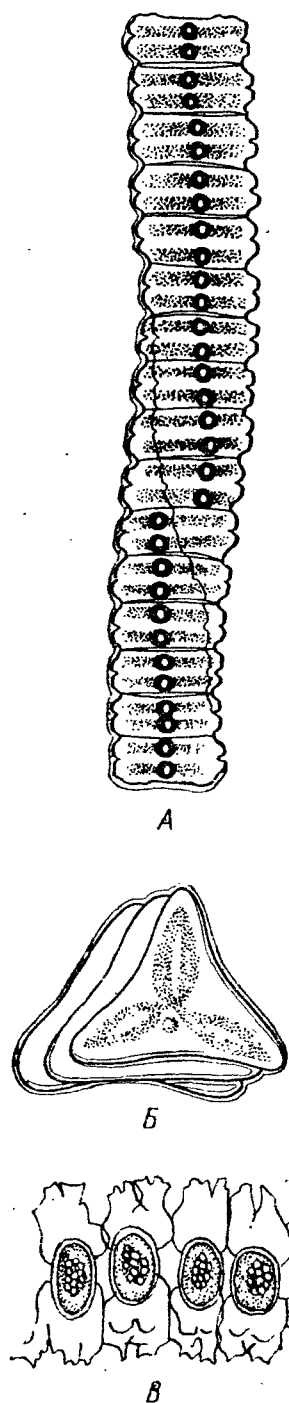


Рис. 131. *Desmidium swartzii*. А — нить; Б — вид клетки сверху; В — конъюгация

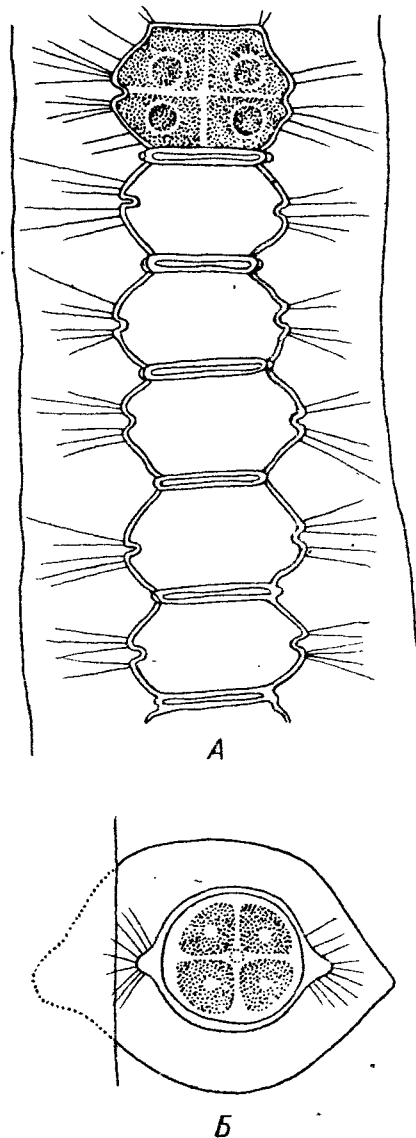


Рис. 132. *Desmidium cylindricum*. А — нить; Б — вид клетки сверху

ческая, клетки при рассматривании сверху имеют округлые очертания и отличаются очень слабой перетяжкой. Нить окружена мощным слизистым чехлом (рис. 133, А). У большинства нитчатых форм до конъюгации нить распадается на отдельные клетки (рис. 133, Б), однако у *D. swartzii* конъюгируют клетки, соединенные в нить. При конъюгации образуется конъюгационный канал (рис. 131, В).

* * *

Отличительный признак конъюгат — полное отсутствие жгутиковых стадий и половой процесс в форме конъюгации. Прежде этим отличиям придавали большое значение и даже объединяли конъюгаты и диатомовые водоросли в особую, независимую от зеленых водорослей группу *Zygorhyta*. Однако отсутствие жгутиковых стадий как вторичное явление наблюдается и среди других зеленых водорослей (например, у многих автоспоровых хлорококковых). В цитоплазме же конъюгирующих клеток ряда сцеплянок (нетриум, спирогира) появляются пульсирующие вакуоли, характерные для монадных жгутиковых клеток. Это позволяет рассматривать сливающиеся при конъюгации клетки как производные жгутиковых гамет других зеленых водорослей, причем появление пульсирующих вакуолей во время конъюгации можно считать атавизмом. Кроме того, слияние амeboидных гамет, характерное для конъюгат, было обнаружено у других зеленых водорослей, например у хламидомонады. В свете этих данных, а также учитывая сходство пигментов и продуктов запаса у конъюгат и остальных зеленых водорослей, невозможно сомневаться в принадлежности конъюгат к отделу зеленых водорослей. Их целесообразно выделить в особый класс как ветвь основного ствола равножгутиковых, отделившуюся еще на уровне хламидомонад (у ряда видов которых имеется центральный хроматофор, столь типичный для подавляющего большинства конъюгат) и проделавшую далее длительную самостоятельную эволюцию.

В пределах самого класса конъюгат простейшей группой являются мезотениевые с их просто организованной клеткой и, как правило, четырьмя жизнеспособными гаплоидными ядрами, возникающими в результате мейоза при прорастании зиготы. У них образуются четыре проростка. Из мезотениевых выводятся как десмидиевые, так и зигнемовые. Эволюция первых пошла по пути усложнения строения клетки, вторые, сохранив простые очертания клетки, эволюционировали в сторону образования нитчатых форм. И в том и в другом случае эволюция сопровождалась отмиранием части ядер, образующихся во время мейоза, и соответственно уменьшением количества проростков зиготы: у десмидиевых, как правило, до двух, у зигнемовых — до одного.

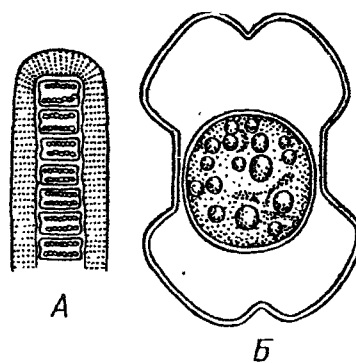


Рис. 133. *Hyalotheca*.
А — нить; Б — конъюгация

КЛАСС ХАРОВЫЕ — CHAROPHYCEAE

Класс харовые водоросли представлен всего одним порядком Charales с тремя семействами, из которых два объединяют ископаемые формы и одно — Characeae — наряду с ископаемыми включает и нынеживущие шесть родов. Наиболее обычны роды хара (*Chara*) и нителла (*Nitella*).

От других зеленых водорослей они отличаются сложно устроенными многоклеточными половыми органами и расчленением нитчатого таллома.

Нитчатые талломы харовых, всегда вертикально стоящие, достигают высоты около 20—30 см (иногда и метра). Мутовчатое ветвление придает им сходство с хвощами (рис. 134). Как неограниченно нарастающие оси («стебли»), так и боковые ветви ограниченного роста («листья») дифференцированы на узлы и междоузлия. Узлы представляют собой клеточные пластинки. Они возникают из одной клетки в результате деления ее продольной перегородкой и затем отчленения продольными перегородками ряда (6—8) периферических клеток от двух центральных (рис. 135, Б). От периферических клеток узла «стебля» отделяются верхушечные клетки боковых ветвей ограниченного

роста — «листьев», благодаря этому расположенных всегда мутовками. Узлы чередуются с междоузлиями, представленными у нителлы одной вытянутой (у самых крупных видов до 25 см) клеткой; у хары клетка междоузлия снаружи одета специальной корой.

Рост строго верхушечный: куполообразная апикальная клетка отчленяет перегородкой, параллельной ее плоскому основанию, сегменты. Каждый сегмент делится на двояковогнутую верхнюю клетку и двояковыпуклую нижнюю клетку (рис. 135, А). Двояковогнутая клетка дает начало узлу: она делится пополам продольной перегородкой, после чего ряд изогнутых перегородок отделяет серию периферических клеток от двух центральных, позднее претерпевающих еще несколько делений (рис. 135, Б). Двояковыпуклые клетки не способны к делению, они только растут в длину, образуя междоузлия. Боковые ветви, или «листья», обнаруживают тот же способ роста, что и главная ось, но клетки междоуз-

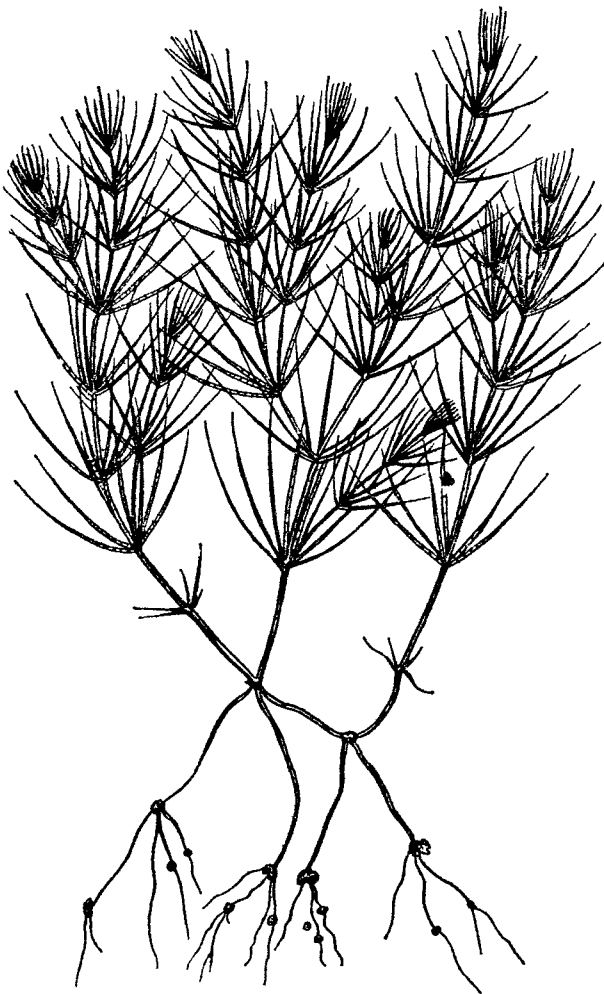


Рис. 134. *Chara*. Общий вид таллома

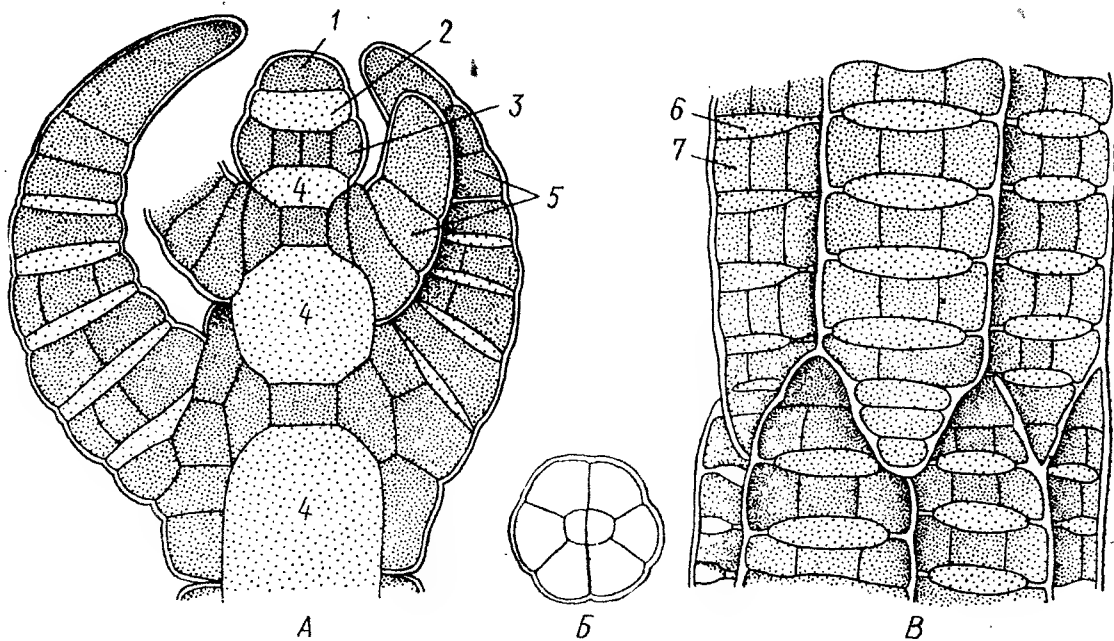


Рис. 135. *Chara*. А — продольный разрез конуса нарастания; Б — молодой узел в поперечном сечении; В — лопасти коры на молодом междоузлии стебля, состоящие из чередующихся узлов и междоузлий:

1 — верхушечная клетка, 2 — клетка-сегмент, 3, 7 — узел, 4, 6 — междоузлия, 5 — листья

лиев обычно остаются довольно короткими, а апикальная клетка сравнительно рано прекращает делиться, принимая вытянутую заостренную форму. От периферических клеток узлов, расположенных у основания «листьев», возникают ветви неограниченного роста — «стебель» ветвится. Базальные, или основные, узлы «листьев» служат также местом возникновения характерной коры, свойственной большинству видов хары. Из некоторых клеток каждого базального узла возникают две нити: одна из них растет вверх, другая — вниз. Эти коровые нити плотно прилегают к клетке междоузлия и растут с той же скоростью, так что эта клетка с самого начала покрыта корой. Растущая вверх нить одного узла встречается с нитью, растущей вниз от вышерасположенного узла (рис. 135, В).

Нити коры, одевающие стеблевые междоузлия, имеют то же строение и тот же способ роста, что и другие ветви растения. У них наблюдаются апикальный рост и расчленение на узлы и междоузлия (рис. 135, В). Узлы делятся двумя радиальными стенками на медианную и две латеральные клетки. Медианная клетка узлов коровых нитей делится тангентальной стенкой на более мелкую внутреннюю и более крупную наружную клетку, которая может дать или только маленький выступ, или развиваться в шип; иногда она делится на ряд клеток. У многих видов хары «листья» также одеты корой, нити которой, однако, не дифференцированы на узлы и междоузлия (рис. 136, А).

Прикрепляются талломы посредством многоклеточных разветвленных ризоидов, возникающих из периферических клеток нижнего узла главной оси.

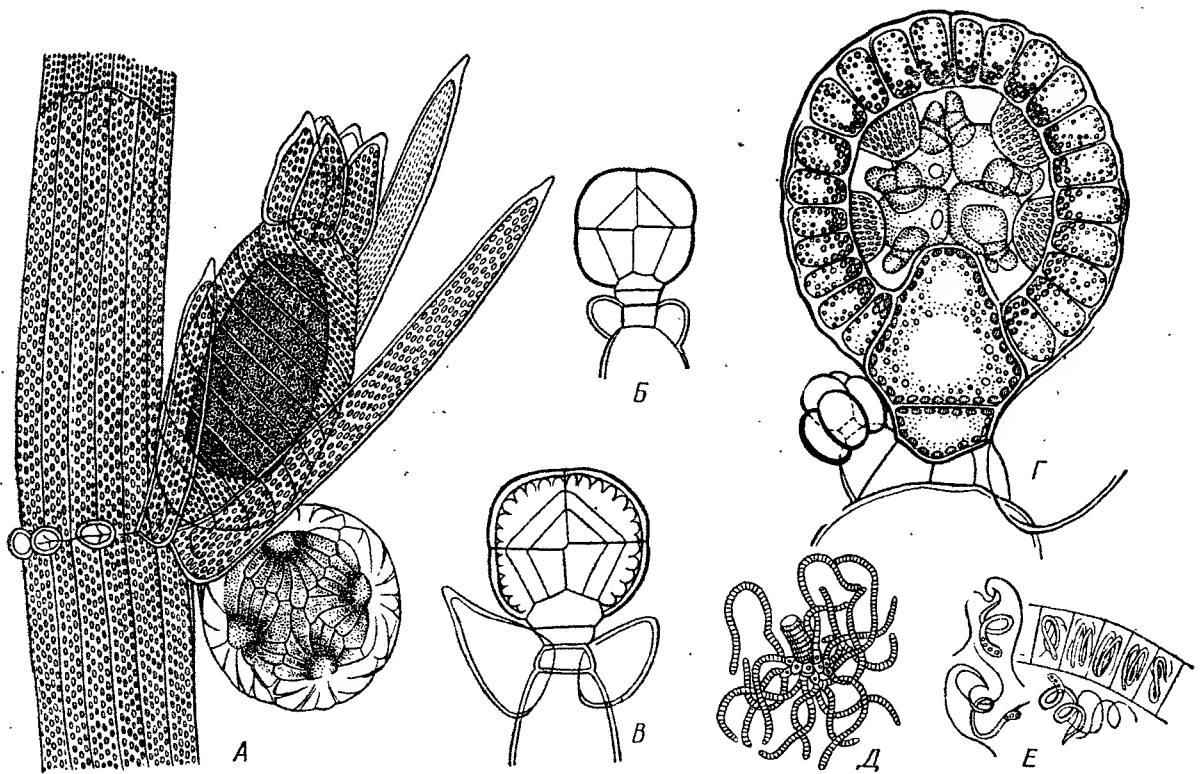


Рис. 136. *Chara*. А — половые органы на листе; Б, В, Г — разрез антеридия на разных стадиях развития; Д — манубриум, первичные и вторичные головки со сперматогенными нитями; Е — участок сперматогенной нити и сперматозоиды

Клетки одеты целлюлозной оболочкой, в наружных слоях которой отлагается карбонат кальция. В постенной цитоплазме находятся многочисленные мелкие дисковидные хроматофоры, лишенные пиреноидов. В удлинённых клетках междоузлий хроматофоры расположены хорошо заметными продольными рядами в самом наружном слое цитоплазмы.

Более глубокий слой цитоплазмы, граничащий с громадной вакуолью, обнаруживает интенсивное движение. В каждой клетке имеется восходящий ток цитоплазмы с одной стороны клетки и нисходящий — с другой. Линия раздела заметна по бокам клетки по бесцветной полосе, где нарушено плотное расположение хроматофоров и где стенка образует гребень, вдающийся внутрь клетки. Все клетки, способные к делению (т. е. апикальные, клетки-сегменты и клетки узлов), одноядерные, ядра делятся митотически. Не способные делиться клетки междоузлий, во взрослом состоянии многоядерные, содержат крупные ядра лопастной формы, размножающиеся амитотически.

Бесполого размножения у харовых нет. Вегетативное размножение с помощью клубеньков, возникающих из нижних стеблевых узлов. Половой процесс оогамный. Половые органы имеют сложное строение. Как правило, оогонии и антеридии развиваются в непосредственной близости друг от друга, однако есть и двудомные виды.

Оба вида половых органов формируются на вторичных боковых ветвях ограниченного роста, вырастающих из верхних узлов «листьев».

При развитии антеридия боковая ветвь образует базальный узел, после чего апикальная клетка делится, формируя антеридий. Клетка базального узла антеридия на стороне, обращенной к оси, у однодомных форм хары дает начало оогонию. Таким образом, у хары оогоний направлен вверх, а антеридий — вниз (рис. 136, А), у однодомных видов нителлы оогоний образуется под антеридием. Апикальная клетка боковой ветви, из которой развивается антеридий, отчленяет одну или две дисковидные клетки у своего основания, принимает сферическую форму и делится двумя продольными и одной поперечной перегородками, образуя восемь клеток — октантов. Затем в каждом октанте последовательно возникают по две параллельные перегородки, так что получаются восемь диагональных рядов, каждый из трех клеток (рис. 136, Б, В). Восемь периферических клеток претерпевают плоскостной рост и развиваются в плоские изогнутые клетки — щитки, выпуклой стороной обращенные кнаружи. Их стенки имеют радиально расходящиеся складки, а содержимое в зрелом состоянии оранжево-красного цвета. Щитки составляют стенку шаровидного антеридия, которая у основания замыкается одной из дисковидных клеток, отчленившейся вначале и обычно вдающейся в полость антеридия (рис. 136, Г). Средние клетки значительно удлиняются в радиальном направлении, каждая образует клетку — рукоятку, которая таким образом отходит от центра щитка и несет на внутреннем конце шаровидную клетку — головку, развившуюся из самой внутренней клетки первоначального диагонального ряда. Каждая клетка-головка дает начало шести вторичным головкам, на которых развиваются длинные нити, обычно дважды раздвоенные у основания. Эти сперматогенные нити заполняют полость антеридия плотным клубком. Каждая такая нить состоит из 100—200 дисковидных клеток, в которых образуется по одному спирально изогнутому двужгутиковому¹ сперматозоиду, сперматозоиды освобождаются при расхождении щитков антеридиальной стенки и ослизнении стенок клеток сперматогенных нитей (рис. 136, Д, Е).

Клетка базального узла антеридия, которая развивается в оогоний, претерпевает два поперечных деления с образованием ряда из трех клеток. Самая верхняя из них дает оогоний, при этом она сильно увеличивается, самая нижняя — одноклеточную ножку, а средняя образует узел, который делится на центральную и пять периферических клеток. Последние вырастают в пять коровых нитей, которые уже на ранних стадиях окружают оогоний и вскоре отчленяют на своих концах одну (у хары) или две (у нителлы) клетки коронки. При дальнейшем развитии нити, не делясь, удлиняются и располагаются спирально. Клетки коронки мелкие, вертикально стоящие (рис. 136, А). В оогонии формируется одна яйцеклетка. Под коронкой, клетки которой плотно соединены, нити слегка разъединяются, так что образуется щель, через которую проникает сперматозоид. Верхушка оогониальной стенки ослизняется, и сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку.

Вокруг оплодотворенной яйцеклетки выделяется целлюлозная оболочка, кнаружи находится стенка оогония и, кроме того, коровые нити.

¹ Жгутики на поверхности несут чешуйки.

Внутренние стенки нитей утолщаются, опробковывают, в них может откладываться кремнезем, а в полостях коровых нитей — обычно еще и известь. Таким образом, вокруг ооспоры образуется очень твердая обертка и ооспоры переходят в состояние покоя. При прорастании ооспоры копуляционное ядро редуционно делится, формируются четыре гаплоидных ядра и появляется перегородка, делящая ооспору на две неравные части: верхняя клетка получает одно из четырех гаплоидных ядер, а три остальных ядра оказываются в нижней клетке, богатой запасными веществами. Эти три ядра затем дегенерируют. Стенка ооспоры разрывается на верхушке и верхняя клетка продольно делится. Получившиеся две клетки растут в противоположных направлениях, образуя первый ризоид и вертикальную нить — предросток, или протонему, на которой развивается затем нормальный побег.

По сложности строения вегетативных и половых органов, по наличию стадии протонемы, или предростка, при развитии зиготы харовые значительно отличаются от других зеленых водорослей, и ряд авторов рассматривают их не только как отдельный класс, но даже как самостоятельный отдел. Однако состав пигментов, наличие крахмала, гаплоидный характер (зиготическая редукция), относительно простое строение нителлы скорее свидетельствуют о том, что харовые водоросли представляют собой лишь очень специализированную ветвь зеленых водорослей.

Харовые распространены преимущественно в пресных водах, хотя некоторые виды встречаются в солоноватых. Обычно они предпочитают водоемы, где нет сильных движений воды и где имеется песчаный или илистый грунт, в котором укореняются ризоиды.

Харовые водоросли представляют немалый теоретический интерес: на них издавна изучали движение цитоплазмы. Кроме того, крупные клетки междоузлий, в которых цитоплазма ограничена постенным слоем, а центр клетки занят громадной вакуолью, служат объектами для исследования биоэлектрических явлений. Пользуясь в основном теми же методами и инструментами, которые применяли при изучении гигантского аксона кальмара, в клетке харовых водорослей удалось измерить разность потенциалов и сопротивление цитоплазматической мембраны. В состоянии покоя содержимое клетки заряжено отрицательно в основном за счет «хлористого насоса», который накачивает отрицательно заряженные ионы хлора из окружающей среды в центральную вакуоль. Мембрана в состоянии покоя относительно непроницаема для ионов кальция. Если раздражать клетку электрическим током, химическими веществами, уколом, то при раздражении, превышающем некоторый порог, мембрана в возбужденной области становится проницаемой для положительно заряженных ионов кальция: в результате их мгновенного поступления внутрь клетки мембрана разряжается. Электрический ток, возникший на этом участке, поднимает потенциал соседней области мембраны выше порогового, вызывая в ней такие же электрические изменения, которые распространяются, подобно волне, вдоль всей поверхности клетки. Таким образом, волну возбуждения, распространяющуюся по растительной клетке, можно вполне описать как потенциал действия и отнести ее к той же категории явлений, что и нервный импульс.

Правда, имеются и различия: во-первых, растительная клетка реагирует медленнее, чем нервная, и, во-вторых, мембрана нервной клетки деполяризуется за счет мгновенного поступления внутрь клетки ионов натрия, а не кальция.

ОТДЕЛ ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHRYSORHUTA

Группа микроскопических водорослей золотисто-желтого цвета, обитающих в пресных водах и морях всех климатических зон земного шара. Некоторые из них особенно характерны для пресных чистых водоемов, где встречаются в массовых количествах в планктоне обычно в холодное время года (ранней весной или поздней осенью и зимой), так как в иное время не выдерживают конкуренции с другими организмами.

Золотистые водоросли бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными. У наиболее примитивных клетка одета перипластом, у других снаружи от плазмалеммы находится твердая целлюлозная стенка, иногда сильно ослизняющаяся. У некоторых на поверхности клетки откладываются известковые образования, называемые кокколитами, различные по форме и размерам, а у так называемых силикофлагеллят имеется внутренний кремневый скелет. У более высоко организованных представителей клетки одеты панцирем, состоящим из кремневых чешуек, несущих иногда кремневые шипы, или же заключены в домики, через отверстия которых выходят жгутики или (у некоторых) псевдоподии. Жгутиков у подвижных форм и стадий два (один иногда редуцирован). Они бывают разной или одинаковой длины. С помощью электронного микроскопа обнаружено, что жгутики покрыты неминерализованными чешуйками, расположенными в один ряд. Один из жгутиков на своем проксимальном конце образует вздутие (парабазальное тело), заполненное аморфным веществом. На двигательном жгутике имеются мастигонемы. У некоторых золотистых водорослей (видов *Chrysochromulina*, *Prymnesium* и др.) на переднем конце клетки имеется еще неподвижный, обычно короткий вырост — гаптонема (см. рис. 138, Г).

Содержимое клетки составляют цитоплазма, одно ядро, хроматофоры (один или несколько), содержащие хлорофиллы «а» и «с» и имеющие золотисто-желтый цвет от присутствия дополнительных к хлорофиллу пигментов-каротиноидов, в том числе каротина и нескольких ксантофиллов, в частности фукоксантина, продукты ассимиляции (хризоламинарин, масла, жиры), пульсирующие вакуоли (одна или две) и глазок, или стигма, который имеется не у всех. Ламеллы хроматофоров составляют пачки из трех или четырех дисков (тилакоидов). У большинства имеется еще одиночный периферический диск, огибающий изнутри пластиду.

У некоторых представителей есть стрекательные структуры — дискоболоциты. На их дистальном конце располагается кольцо, выносимое на значительное расстояние при внезапном распрямлении.

Размножение или вегетативное (продольное деление клетки, распад

колонии или многоклеточного таллома на части), или бесполое — одножгутиковыми или двухжгутиковыми зооспорами, амeboидными клетками, апланоспорами. У некоторых описан половой процесс типа изогамной хологамии, или конъюгации. В результате полового процесса и в неблагоприятных условиях образуются цисты с толстой окремневшей оболочкой, в которой имеется отверстие, или пора, замкнутое особой пробочкой.

Как фототрофные организмы золотистые водоросли участвуют в создании первичной продукции в водоемах и так же, как другие планктонные организмы, служат пищей для планктонных животных, являясь таким образом началом пищевой цепи. При массовом развитии эти водоросли могут портить воду, в то же время многие из них — индикаторы на чистую воду.

Отмирая и падая на дно водоемов, золотистые водоросли принимают участие в образовании сапропеля (органического ила).

Ископаемые остатки их сыграли большую роль в отложении извести (кембрийский период).

Золотистые водоросли отличаются большим морфологическим разнообразием. Особенно хорошо выражены монадный, амeboидный (ризоподиальный) и пальмеллоидный типы организации, реже встречаются коккоидный, нитчатый и пластинчатый. В соответствии с указанными типами организации установлены следующие классы: хризомонадовые (*Chrysomonadophyceae*), хризоподовые (*Chrysopodophyceae*), хризокапсовые (*Chrysocapsophyceae*), хризосферовые (*Chrysosphaerophyceae*), хризотриховые (*Chrysotrichophyceae*).

КЛАСС ХРИЗОМОНАДОВЫЕ — CHRYSMONADOPHYCEAE

Для этого класса типичны подвижные в вегетативном состоянии одноклеточные или колониальные водоросли с двумя жгутиками чаще неравной длины.

Порядок хризомонадовые — *Chrysomonadales*

Это центральный порядок класса. В планктоне прудов нередко встречаются представители рода *Ochromonas* в виде округлой или овальной клетки дорзовентрального строения, одетой перипластом и способной образовывать псевдоподии. На переднем конце клетки имеются два жгутика неравной длины. Длинный жгутик — перистый, более короткий — гладкий (рис. 137, А). В клетке находится один или два хроматофора в виде комплексов из трех тилакоидов каждый, одна — три пульсирующие вакуоли, хризоламинин в виде крупного образования в нижней части клетки и у многих видов глазок.

В пресных водах и морях обитают виды рода *Chroomulina* (рис. 137, Б). Их округлое или веретеновидное тело, одетое перипластом, способно изменять форму (метаболизировать) и иногда образовывать псевдоподии. В оптическом микроскопе виден один жгутик, а крошечный второй находится в карманообразном впячивании клетки

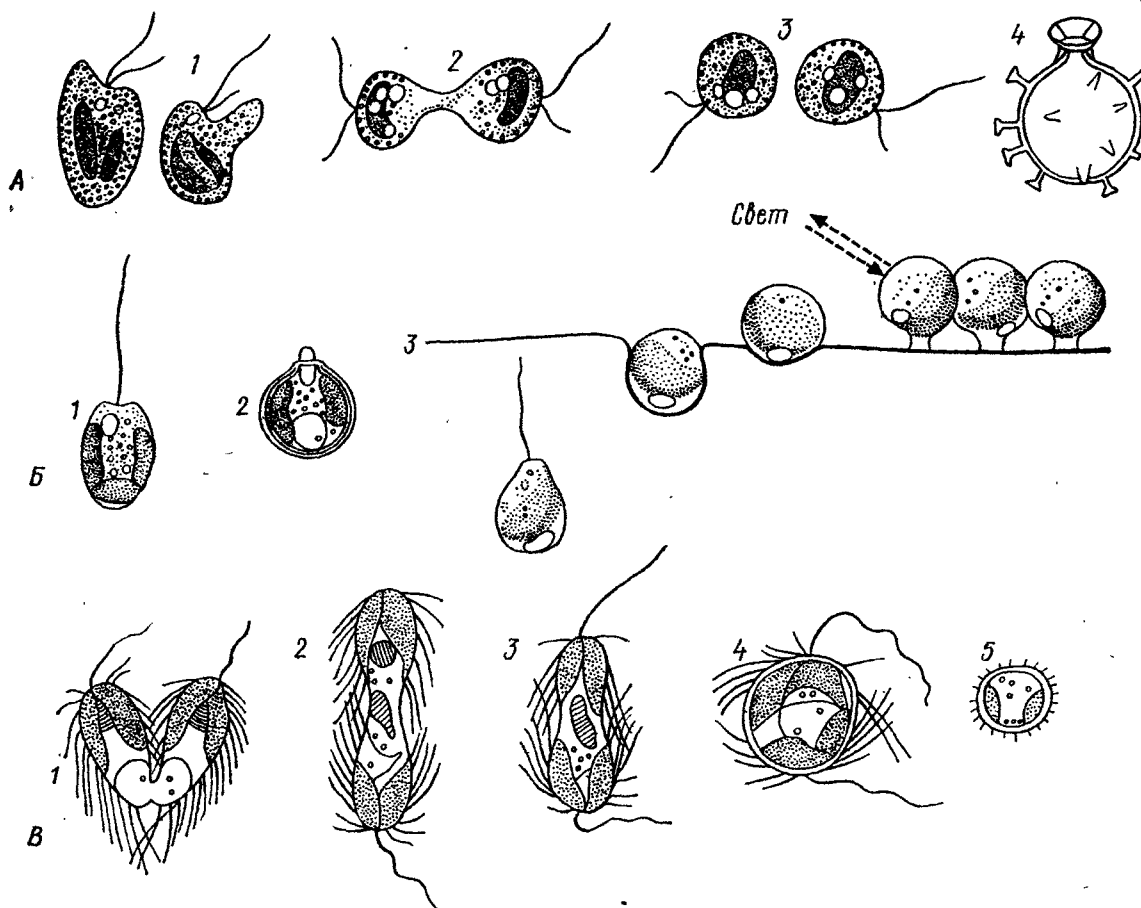


Рис. 137. Хризомонадовые. А — *Ochromonas*:

1 — внешний вид (справа — клетка, образующая цитоплазматический вырост), 2, 3 — деление, 4 — циста с кремневой оболочкой;

Б — *Chromulina*:

1 — внешний вид, 2 — циста, 3 — схема образования пленки из цист;

В — *Mallomonas*:

1-3 — слияние клеток, 4 — планозигота; 5 — циста

и обнаруживается лишь с помощью электронного микроскопа. У некоторых видов подвижная стадия сильно сокращена и они существуют в виде неправильных скоплений неподвижных клеток в слизи (пальмеллевидное состояние).

На поверхности мелких лесных прудов или луж часто можно наблюдать матово-золотистую пленку, образованную огромным количеством цист хромулины (до 40 000 на 1 мм² поверхности), которые высовываются над поверхностью воды благодаря несмачиваемости оболочек и погружены в воду только нижней частью, где находится пора. При прорастании цисты из нее через пору выходит несколько подвижных особей. Интересно, что хроматофоры в цисте перемещаются и располагаются перпендикулярно к направлению падающего света (рис. 137, Б, 1—3).

Такие поверхностные пленки (нейстон) образуют и другие микроорганизмы в мелких, защищенных от ветра прудиках или лужах.

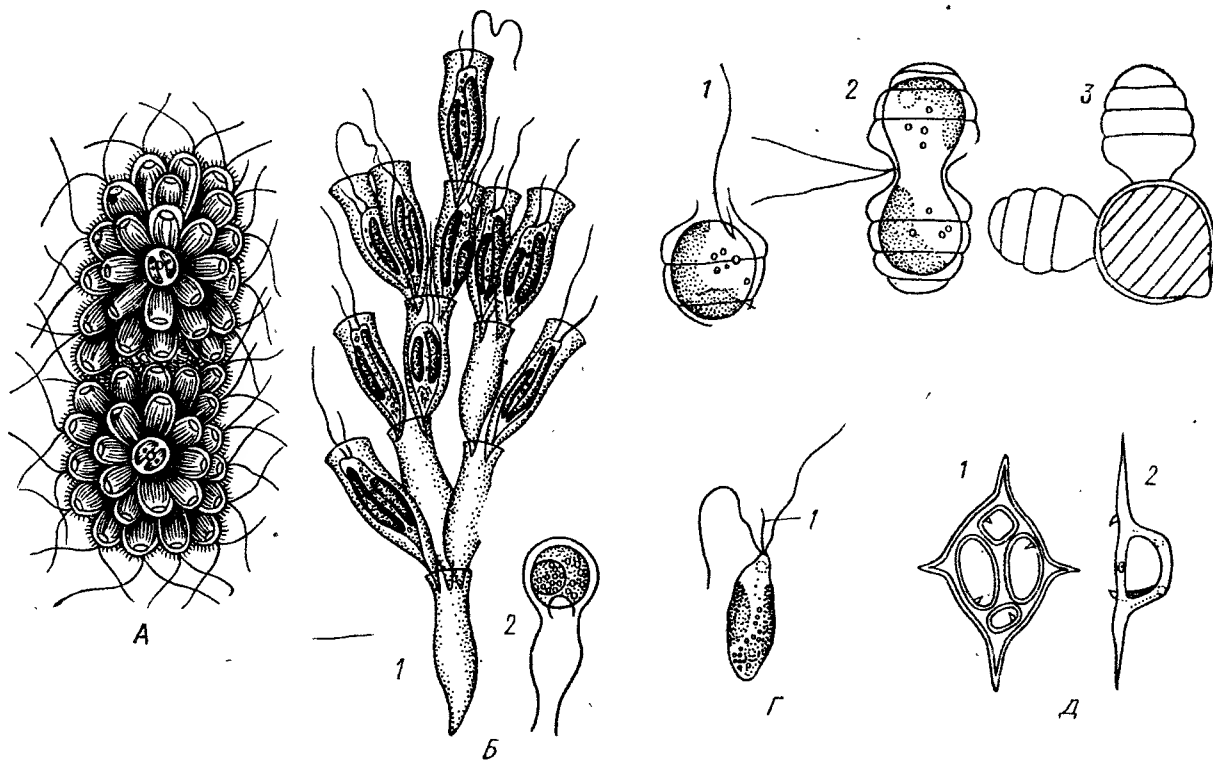


Рис. 138. Хризомонадовые. А — *Synura* — делящаяся колония; Б — *Dinobryon*:

1 — общий вид колонии, 2 — циста;

Б — *Kephyriopsis*:

1 — внешний вид, 2 — половой процесс, 3 — образование цисты;

Г — *Prymnesium*. Внешний вид (1 — гаптонема); Д — *Dictyocha fibula*. Кремневый скелет:

1 — сверху, 2 — сбоку

Для планктона чистых холодных вод (озер, прудов) довольно типичны виды рода малломонас (*Mallomonas*) с панцирем из окремневших чешуек, расположенных черепицеобразно и по спирали на пектиновой основе. У многих видов чешуйки несут длинные кремневые иглы или щетинки (рис. 137, В). Обычно виден лишь один жгутик, второй не выходит из протопласта (редуцирован). У некоторых видов описан половой процесс — хологамия.

Весной и осенью в планктоне стоячих и текучих водоемов встречается свободноплавающая колония представителей рода синура (*Synura*) (рис. 138, А). Составляющие ее клетки соединены в центре колонии задними оттянутыми концами, а передними, несущими по два жгута неравной длины, обращены кнаружи. Более длинный жгутик направлен вперед, более короткий — назад, он менее подвижен. Под электронным микроскопом видно, что один из жгутиков (более короткий) гладкий, т. е. имеет более простое строение.

Поверхность пектиновых оболочек клеток покрыта очень мелкими кремневыми чешуйками, располагающимися черепицеобразно и по спирали.

В пределах колонии клетки размножаются продольным делением. Старые колонии, распадаясь, дают начало другим колониям. Отдельные

клетки также могут покидать колонию и образовывать новую. В искусственных водоемах, например в резервуарах для питьевой воды, синура может размножаться в таких количествах, что вода приобретает неприятный запах. Во избежание этого применяют различные химические препараты — альгициды.

Другие подвижные колонии тех же местообитаний с чистой водой образуют виды рода динобрион (*Dinobryon*). Клетки этой колонии прикреплены внутри бокаловидных прозрачных целлюлозных домиков при помощи сократительных стебельков. Из широкого устья домика выступают два жгутика неравной длины. При размножении дочерние клетки выползают из домика (одна или обе), прикрепляются к его поверхности и вырабатывают новый домик. Так образуются нежные древовидные колонии (рис. 138, Б). Половой процесс — хологамия.

У родственных форм, например у видов родов кефириопсис (*Kephyriopsis*) и некоторых других, также установлена хологамия (рис. 138, В).

Среди видов этого класса имеются вредоносные формы. Одна из них, относящаяся к роду примнезиум (*Prymnesium*), часто вызывает гибель рыб в польдерах (Голландия) или в прудах с умеренно соленой водой (Дания, Палестина). У этой одноклеточной водоросли кроме двух равных гладких жгутиков имеется еще так называемая гаптонема — нить, похожая на жгутик, которой клетка прикрепляется к жабрам рыб (рис. 138, Г). Эта водоросль выделяет яд с гемолитическим действием. В благоприятных условиях водоросль энергично размножается и в 1 см³ воды может насчитываться до 800 000 клеток¹.

Среди одноклеточных большей частью морских представителей имеется группа водорослей — так называемых кокколитофорид (подкласс *Coccolithophoridophycidae*). Протопласт их окружен оболочкой, несущей известковые тельца-кокколиты (кристаллический CaCO₃), имеющие самое разнообразное строение: дисков, колец и т. д. Часть этих водорослей кроме монадной имеют неподвижную, коккоидную или нитчатую фазы, которые описывались иногда как самостоятельные виды. Идентичность их с монадными формами в ряде случаев доказана непосредственно в условиях культивирования.

Некоторые из кокколитофорид, например *Coccolithus buxleyi*, широко распространены в океане от Антарктики до Шпицбергена и принадлежат к важнейшим продуцентам органического вещества в море (1 л воды иногда содержит свыше 100 млн. клеток).

Панцири ископаемых кокколитофорид составляют 50—75 % мощных пластов мергелей и известняков.

В меловых породах были обнаружены кремневые скелеты так называемых силикофлагеллят, или кремневых жгутиковых (подкласс *Silicoflagellatophycidae*). Позднее были найдены и изучены ныне живущие представители этой группы. У них имеется внутренний кремневый скелет, которому соответствует форма тела, поскольку никакой типичной оболочки у них нет. Из них можно назвать диктиоху (*Dictyo-*

¹ Водоросли с гаптонемой (*Prymnesium*, виды нижеописываемых кокколитофорид и др.) служат основанием для выделения особого класса *Haptophyceae*.

cha fibula) из морского планктона. На вид массивный, а на самом деле легкий полый скелет этой водоросли состоит из базального кольца, от которого отходят радиально идущие выросты (рис. 138, Д). Над базальным кольцом кверху поднимается апикальное образование. Жгутик отходит возле одного из выростов. Имеются и тонкие псевдоподии. Размножение — простым делением.

Особенности строения скелета ископаемых силикофлагеллят позволяют точно определить геологический возраст пород.

КЛАСС ХРИЗОПОДОВЫЕ — CHRYSORODORHYZEAE

Класс объединяет свыше 30 родов с ризоподиальным типом строения. Клетка хризоподовых имеет тонкую оболочку — пелликулу, позволяющую изменять форму тела и образовывать псевдоподии. Эти нежные организмы внешне очень похожи на животных — корненожек (*Rhizopoda*), но отличаются от них тем, что имеют хроматофоры, а бесцветные формы — хризоламинарин и характерные цисты.

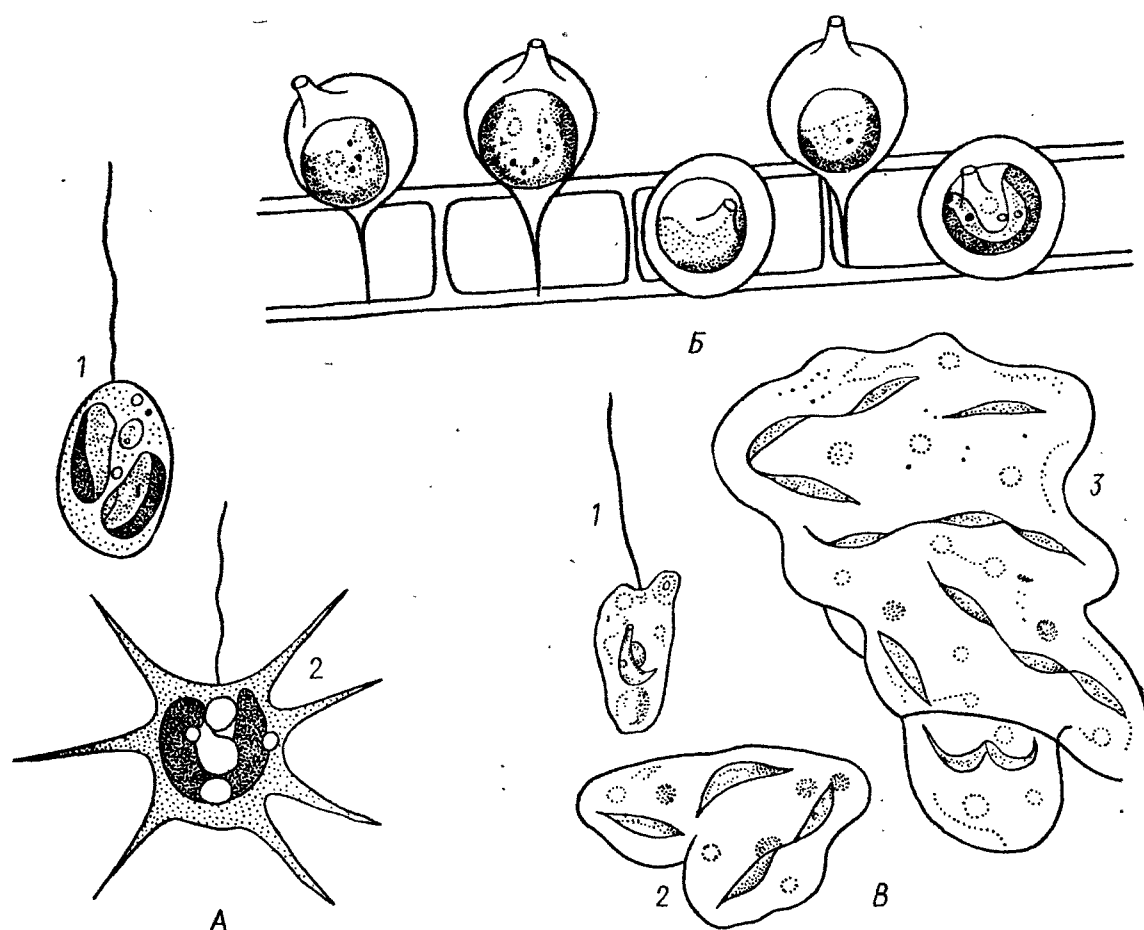


Рис. 139. Хризоподовые. А — *Chrysamoeba*:

1 — гладкая стадия, 2 — амебообразная стадия;

Б — *Chrysopyxis*. Пять экземпляров на нитчатой водоросли; В — *Myxochrysis*:

1 — зооспора с псевдоподией, 2 — амеба, 3 — молодой плазмодий

Порядок ризохризидовые — Rhizochrysidales

В планктоне торфяных болот и других пресных водоемов со стоячей водой встречаются виды рода «хризамеба» (*Chrysamoeba*, рис. 139, А). У некоторых кроме псевдоподий имеется короткий и малоподвижный жгутик. Хризамеба питается автотрофно и гетеротрофно, захватывая твердые частички пищи. Размножается вегетативно путем деления клетки надвое.

Некоторые неподвижные сидячие формы, как, например, виды рода хризопиксис (*Chrysopyxis*), имеют прозрачный домик (рис. 139, Б).

Значительный интерес представляет такая водоросль, как миксохризис (*Myxochrysis paradoxa*). Это свободно живущая в пресных водоемах крупная многоядерная «амеба», окруженная толстой коричневой оберткой, в которой отлагаются железо и известь (рис. 139, В). Миксохризис очень похож на плазмодий слизевиков, отличаясь от них тем, что имеет желтые хроматофоры и хризоламинарин. При неблагоприятных условиях все содержимое такого «плазмодия» превращается в многочисленные цисты, из которых затем выходят зооспоры. Вскоре они утрачивают жгутик и превращаются в маленькие амебы, сливающиеся друг с другом и опять дающие многоядерную амебу. Можно предположить, что из подобных форм путем утраты хроматофоров и дальнейшего приспособления к наземной жизни могли возникнуть некоторые группы слизевиков.

КЛАСС ХРИЗОКАПСОВЫЕ — CHRYSOCAPSOPHYCEAE

Эти организмы образуют видимые простым глазом слизистые массы (неподвижные клетки, вкрапленные в слизь). При размножении клетки или делятся в слизи, увеличивая ее объем, или образуют зооспоры, покидающие слизь. Некоторое время зооспоры плавают, а затем переходят в состояние покоя и снова окружаются слизью.

Этот небольшой класс содержит около 20 родов, объединяемых в порядок хризосапсовые (*Chrysocapsales*).

Порядок хризосапсовые — Chrysocapsales

В качестве примера можно привести виды рода тетраспоропсис (*Tetrasporopsis*), очень похожие на зеленую водоросль тетраспора. Особенно известен род гидрурус (*Hydrurus*, рис. 140, А) с единственным известным видом *H. foetidus*, встречающимся в быстро текущих горных ручьях с холодной и жесткой водой или в талых чистых водах. Он прикрепляется к камням, бревнам, мхам и по внешнему виду напоминает нитчатую бурю водоросль. На самом же деле это колонии в виде ветвящихся шнуров до 30 см длиной. В ней можно различить главный ствол и боковые ответвления. Остов колонии образует слизь, издающая неприятный запах, в которую вкраплены клетки, включающие крупный хроматофор с одним пиреноидом. Клетки располагаются более плотно по

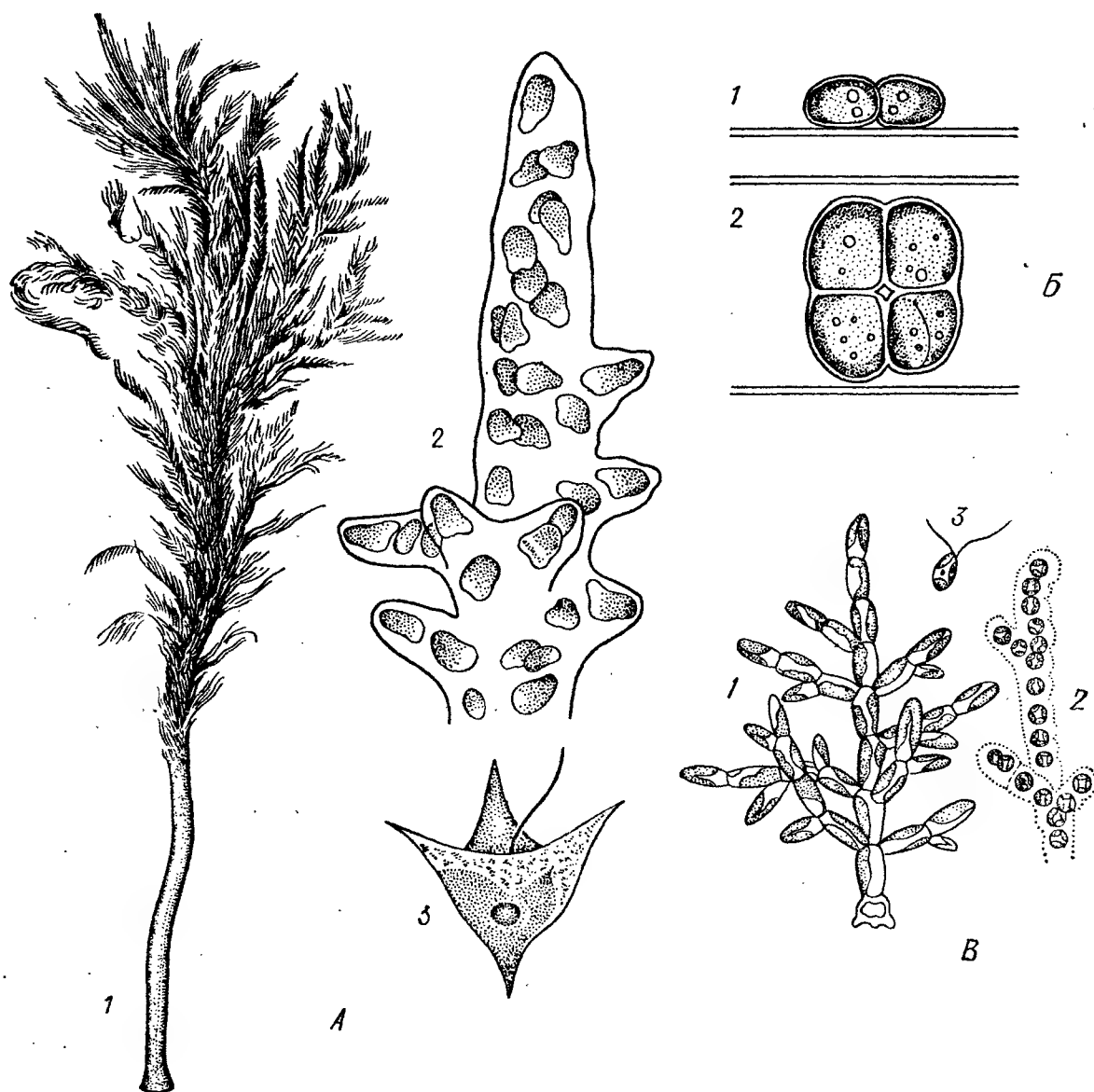


Рис. 140. А — *Hydrurus foetidus*:

1 — общий вид колонии, 2 — кончик ветви, 3 — зооспора;

Б — *Chrysosphaera* на нитчатой водоросли:

1 — сбоку, 2 — сверху;

В — *Phaeothamnion*:

1 — нитчатая колония, 2 — слизистая колония, 3 — зооспора

периферии шнуров таллома и более рыхло в центре. Рост таллома верхушечный. Делятся только клетки, находящиеся на концах шнуров. При бесполом размножении из слизи выходят одножгутиковые зооспоры, образующиеся из клеток боковых ветвей¹. Они имеют характерную форму тетраэдра и покидают слизь, давая начало новым молодым колониям. Иногда образуются шаровидные цисты, также только в слизи конечных разветвлений (рис. 140, А).

¹ Имеются указания на то, что имеется второй жгутик.

КЛАСС ХРИЗОСФЕРОВЫЕ — CHRYSOSPHEROPHYCEAE

У представителей класса клетки обычно неподвижны, с хорошо выраженными целлюлозными стенками. Однако клетки часто сохраняют органеллы, связанные с движением, — стигму, пульсирующие вакуоли. Вегетативное деление отсутствует, а размножение осуществляется зооспорами или автоспорами. Имеются одноклеточные и колониальные формы, объединяемые в порядок хризосферовые (*Chrysosphaeriales*).

Порядок хризосферовые — *Chrysosphaeriales*

Важнейший род — хризосфера (*Chrysosphaera*), виды которого несколько напоминают зеленые водоросли хлореллу или даже плевроккок: Встречаются в виде небольших групп овальных клеток на поверхности различных нитчатых водорослей (рис. 140, Б).

КЛАСС ХРИЗОТРИХОВЫЕ — CHRYSOTRICHOPHYCEAE

В класс входят нитчатые и пластинчатые водоросли, живущие в пресных, реже солоноватых и морских водах. Это многоклеточные прикрепленные водоросли, обитающие в бентосе. Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми или двухжгутиковыми зооспорами. При неблагоприятных условиях образуются цисты. Содержат один порядок феотамниевые (*Phaeothamniales*).

Порядок феотамниевые — *Phaeothamniales*

В озерах, прудах и болотах как эпифит на других водорослях, мхах и высших водных растениях встречается феотамнион (*Phaeothamnion*) в виде ветвящегося прямостоячего кустика. При размножении любая клетка нити может образовать четыре — восемь зооспор, похожих на охромонаду. Клеточные стенки легко ослизняются, и тогда клетки теряют правильное расположение (рис. 140, В). При этом обычно изменяются количество хроматофоров и их местоположение. В культуре удалось наблюдать переход из одной формы роста в другую.

Примерно одинаковый набор пигментов и состав запасных веществ, а главное присутствие кремния в оболочках вегетативных клеток и цист свидетельствуют о возможном родстве золотистых водорослей с диатомовыми, желтозелеными и бурыми.

ОТДЕЛ ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ, ИЛИ РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ — XANTHOPHYTA, HETEROCONTAE

Представители отдела широко распространены в различных местообитаниях, особенно в чистых пресных водоемах. Многие из них очень сходны с зелеными водорослями и даже одно время относились к этому

отделу. Желтозеленые отличаются от зеленых водорослей весьма важными признаками: подвижные формы и стадии имеют два жгутика неравной длины и разного строения (более длинный — с мастигонемами, короткий — гладкий). У более примитивных форм клетка одета перипластом, у большинства других имеется пектиновая стенка, у немногих — целлюлозная. Иногда клеточная стенка состоит из двух частей и пропитана кремнеземом. В прозрачной цитоплазме клетки содержатся мелкие ядра (одно или много), дисковидные, корытовидные, пластинчатые, реже лентовидные, звездчатые или чашевидные хроматофоры, иногда с пиреноидом, содержащие хлорофиллы «а» и «с», α - и β -каротин и три ксантофилла: лютеин, виолаксантин и неоксантин. Комбинации этих пигментов придают клетке чаще светло- или темно-желтую окраску, реже зеленую и у некоторых — голубую. Микроскопическое строение хроматофоров следующее: ламеллярная система представлена тилакоидами, собранными в пачки по три, и одним одиночным огибающим тилакоидом. Крахмала нет, в клетках накапливается масло и у некоторых еще хризоламинарин и волютин. У подвижных форм имеется красный глазок, расположенный у переднего конца хроматофора. У некоторых монадных форм также в переднем конце клетки есть одна или две пульсирующие вакуоли. В клетке содержатся еще крошечные тельца неизвестной природы и значения, часто в виде кристаллов.

Вегетативное размножение — продольным делением клетки, бесполое — зооспорами или апланоспорами. Половой процесс известен у немногих (изо- или оогамия). При неблагоприятных условиях образуются цисты со слабо окремневшей оболочкой, состоящей из двух неравных частей.

В этом отделе, так же как в предыдущем, выражены различные типы организации: монадная, амебоидная или ризоподимальная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, пластинчатая и сифональная, отражающие разные этапы эволюции строения, послужившие основой для выделения соответствующих классов и порядков. Интересно отметить, что только у представителей этого отдела и у зеленых водорослей имеется сифональный тип организации таллома.

В состав отдела входят следующие классы: класс ксантомонадовые (*Xanthomonadophyceae*), класс ксантоподовые (*Xanthopodophyceae*), класс ксантокапсовые (*Xanthocapsophyceae*), класс ксантококковые (*Xanthococcophyceae*), класс ксантотриховые (*Xanthotrichophyceae*), класс ксантосифоновые (*Xanthosiphonophyceae*).

КЛАСС КСАНТОМОНАДОВЫЕ — XANTHOMONADOPHYCEAE

Порядок гетерохлоридовые — *Heterochloridales*

Это единственный порядок класса. Представители порядка — одноклеточные водоросли, встречающиеся в соленой и пресной воде. Они имеют дорзовентральное строение, одеты плотным перипластом и движутся при помощи двух неравных жгутиков, расположенных на переднем конце тела. У некоторых один из жгутиков редуцируется.

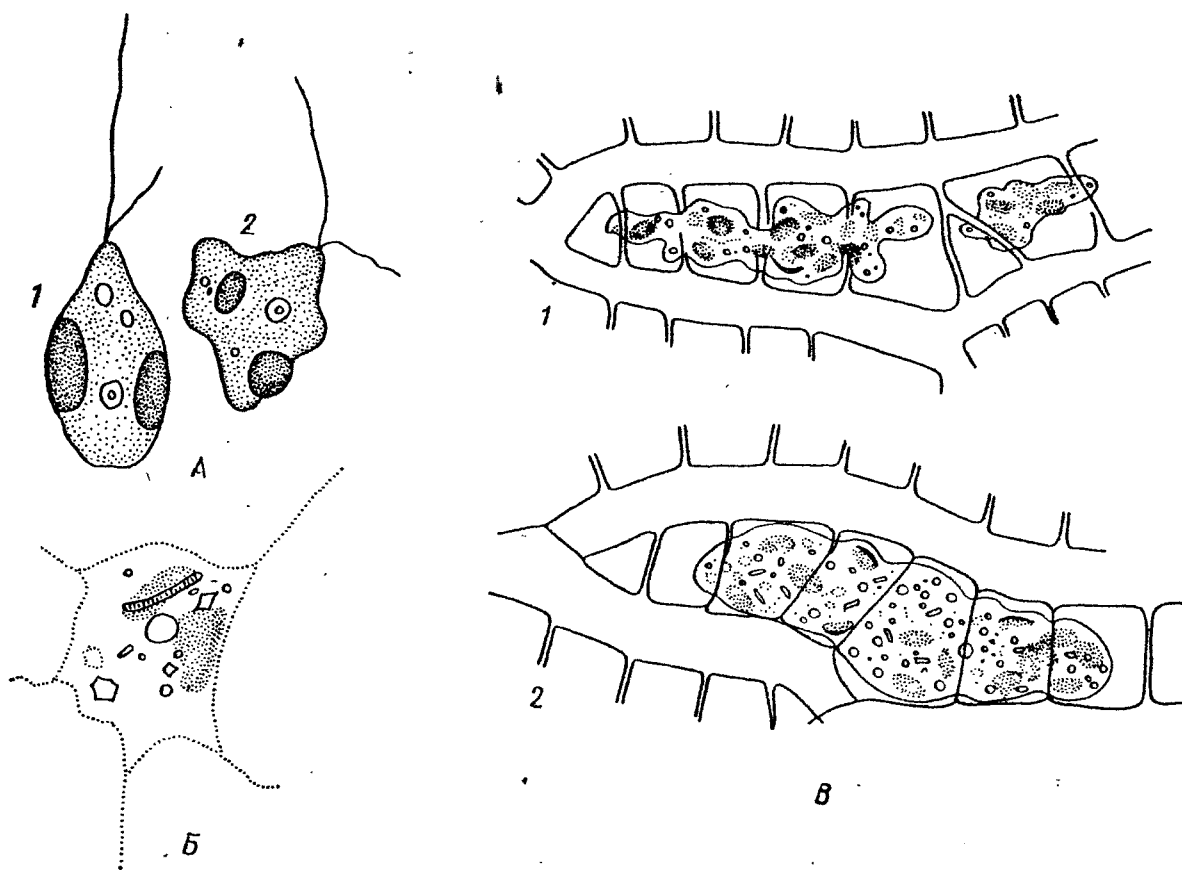


Рис. 141. А — *Heterochloris*:

1 — внешний вид, 2 — образование псевдоподий;

Б — *Rhizochloris* (в клетке заметны кристаллы); В — *Myxochloris sphagnicola*:

1 — два маленьких плазмодия в клетке листа сфагнума; 2 — большой плазмодий с многочисленными хроматофорами, ядрами и пульсирующими вакуолями

Типичный представитель — гетерохлорис (*Heterochloris*, рис. 141, А). Как видно из рисунка, он может менять форму, образуя псевдоподии. Это присуще многим представителям порядка, так же как тенденция к животному способу питания. В клетке гетерохлориса имеется несколько хроматофоров, пульсирующие вакуоли (в переднем конце тела), капли масла и хризоламинарин, одно ядро (в центре клетки). Размножается гетерохлорис вегетативно продольным делением клетки,

КЛАСС КСАНТОПОДОВЫЕ — XANTHOPODORHUSAE

Порядок ризохлоридовые — Rhizochloridales

Это также единственный порядок класса. Представители — одноклеточные или колониальные организмы, свободно живущие или прикрепленные к нитчатым водорослям, обитающие главным образом в пресных водоемах. Для них характерны псевдоподии, при помощи которых они

захватывают твердые пищевые частицы. У некоторых клетки соединяются цитоплазмнными тяжами в более или менее сложные сети. Другие очень сходны со слизевиками, так как их вегетативное тело представляет собой плазмодий, образующийся путем слияния более мелких амебондов.

В прудах встречаются виды рода ризохлорис (*Rhizochloris*) с нитевидными псевдоподиями (рис. 141, Б). При размножении (продольное деление) дочерние клетки не расходятся и образуют группы, соединенные псевдоподиями.

В клетках листьев сфагновых мхов живет миксохлорис (*Myxochloris*) в виде крупного многоядерного плазмодия (рис. 141, В). Осенью он образует цисты, которые прорастают весной. Из них выходят зооспоры или амобы, проникающие в пустые клетки листьев и сливающиеся там в плазмодий.

КЛАСС КСАНТОКАПСОВЫЕ — XANTHOCAPSOPHYCEAE

Представители класса встречаются сравнительно редко, чаще в пресных, немногие — в соленых водах. Для них характерен пальмеллоидный тип организации, т. е. пассивно плавающие колонии в виде слизистых образований. В слизь вкраплены протопласты, не имеющие клеточных стенок. Они располагаются беспорядочно в толще слизи или (у некоторых) по ее периферии в определенном порядке. Иногда такие пальмеллоидные колонии сидят на слизистых ножках. В пределах слизи клетки размножаются делением, за счет чего колония увеличивается в размерах. Новые колонии образуются при распаде старой на части или же они возникают из зооспор, в которые превращаются клетки колонии, покидающие слизь.

Класс содержит один порядок гетероглейные (*Heterogloaeales*).

Порядок гетероглейные — *Heterogloaeales*

Наиболее наглядное представление о типе организации дает представитель рода гельминтоглея (*Helminthogloea*), обитающий в солоноватых водах (рис. 142, А). Эта колония, сидящая на расширенном основании, состоит из ветвящихся тяжей. В их слизи беспорядочно располагаются протопласты, каждый из которых окружен собственной слизистой оберткой.

Шаровидные или эллипсоидные колонии другого представителя — глеохлориса планктонного (*Gloeochloris planctonica*, рис. 142, Б) встречаются обычно ранней весной в ямках с холодной талой водой. У него известны цисты с оболочкой, состоящей из двух частей.

КЛАСС КСАНТОКОККОВЫЕ — XANTHOCOCCOPHYCEAE

Одноклеточные, реже колониальные представители этого класса очень разнообразны по внешнему виду и характеризуются прежде всего твердой клеточной стенкой. У некоторых она пропитана кремнеземом,

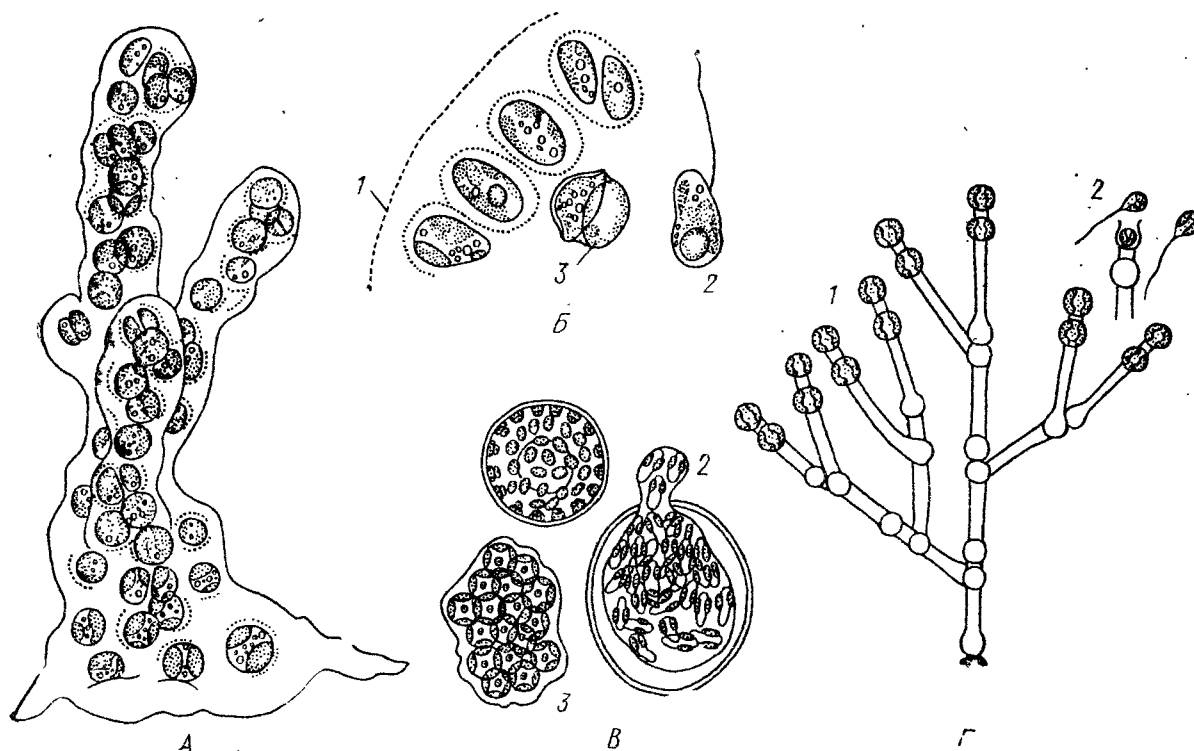


Рис. 142. А — *Helminthogloea ramosa*, молодая колония; Б — *Gloeochloris planctonica*:
 1 — край колонии, 2 — зооспора, 3 — циста;
 Б — *Botrydiopsis*:
 1 — вегетативная клетка, 2 — образование зооспор, 3 — апланоспоры;
 Г — *Mischococcus confervicola*:
 1 — внешний вид, 2 — зооспоры

гладкая или скульптурированная и состоит иногда из двух частей. Размножаются вегетативным делением, зооспорами, способными давать псевдоподии и двигаться амебообразно, и автоспорами, у которых иногда сохраняются глазок и пульсирующие вакуоли.

Некоторые из них паразитично похожи на зеленые водоросли, например на хлореллу, харациум, десмидиевые и другие водоросли, есть виды, напоминающие диатомей.

В небольших пресных водоемах (прудах, канавах и т. п.) и в почве широко распространены виды рода ботридиопсис (*Botrydiopsis*, рис. 142, Б), особенно *B. eriensis*. Это шаровидная водоросль с многочисленными постенными зернистыми хроматофорами и одним центральным ядром. При размножении в клетке образуется более десяти зооспор. Они поднимаются на поверхность воды, превращаются в вегетативные клетки и образуют пленку ярко-зеленого цвета. Это часто происходит в аквариумах и других сосудах с водой. Как правило, они размножаются и автоспорами.

В сфагновых болотах обычен мишококкус (*Mischococcus confervicola*), обитающий обычно на нитях водорослей эдогоним или трибонома. Это колония из клеток, одетых твердыми оболочками, но сидящих на слизистых ножках. Вся колония представляет собой целую

систему таких ножек или тяжей, на вершушках которых располагаются сами клетки (рис. 142, Г). При размножении клетка делится вегетативно на две и каждая снова выделяет слизистую ножку.

КЛАСС КСАНТОТРИХОВЫЕ — XANTHOTRICHOPHYCEAE

Виды класса представляют собой простые или ветвящиеся нити. Клетки расположены в один ряд или составляют пластинчатый таллом. Они довольно часто встречаются в пресных водоемах, особенно при пониженных температурах.

Порядок трибонемовые — Tribonematales

Наиболее типичный вид — трибонема зеленая (*Tribonema viridis*), образующая иногда большие скопления. Неветвящиеся нити таллома вначале прикрепляются к какому-либо субстрату с помощью базальной клетки. Затем вследствие отмирания базальной клетки они всплывают на поверхность и встречаются уже как свободноплавающие, часто сплетаясь в тину. Нити сложены из ряда цилиндрических или бочонкооб-

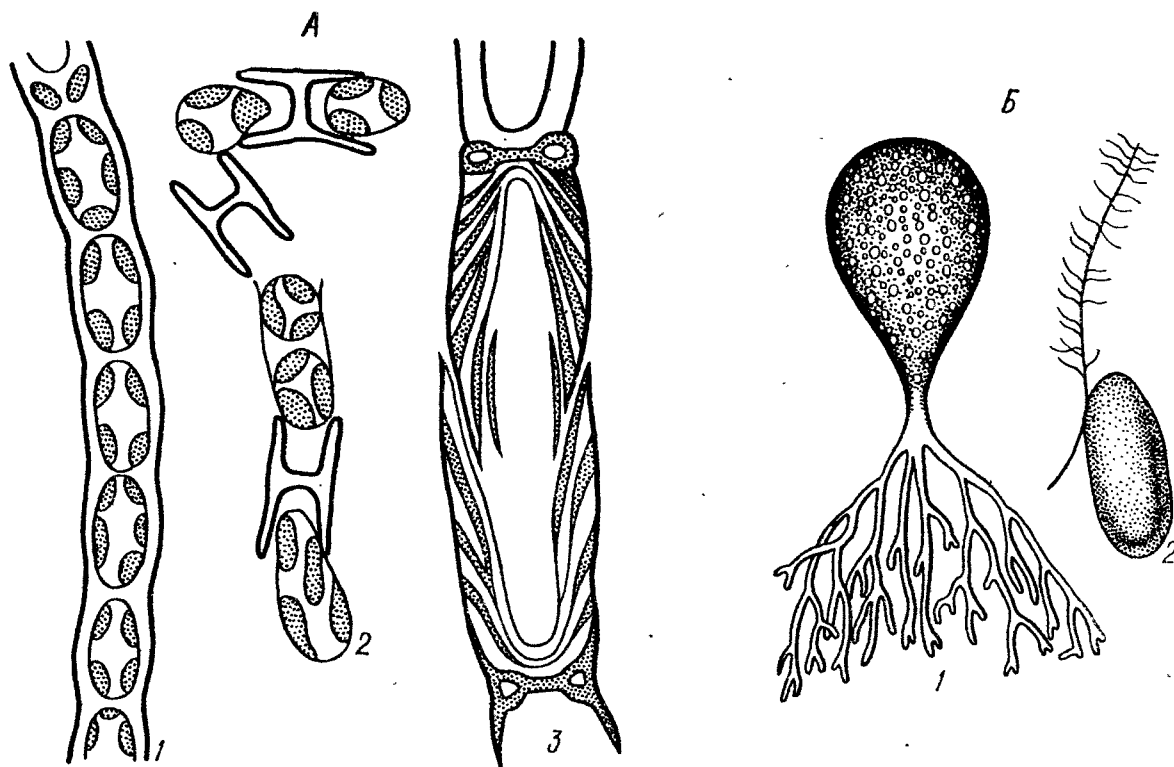


Рис. 143. А — *Tribonema viridis*:
1 — часть нити, 2 — выход зооспор, 3 — строение оболочки;
Б — *Botrydium*:
1 — внешний вид, 2 — зооспора

разных клеток, каждая с одним ядром и несколькими желтовато-зелеными хроматофорами, расположенными постенно (рис. 143, А).

Клеточные стенки своеобразны: они состоят из двух половинок, находящихся краями друг на друга посередине клетки, и промежуточного кольца, прилегающего в этом месте к краям с внутренней стороны. При действии на нити крепкой хромовой кислоты, а иногда при надавливании на препарат промежуточное кольцо растворяется или разрушается, створки расходятся и лежат в препарате в виде Н-образных фигур. Каждая из них представляет собой половину оболочки одной клетки и половину другой, соседней с ней. Они соединены потому, что при вегетативном делении клетки перегородка появляется в месте расположения пояскового кольца и срастается с ним. Таким образом, поясковое кольцо становится створками двух дочерних клеток, вырабатывающих затем новые промежуточные кольца.

При размножении в клетках образуются одна или две разножгутиковые зооспоры, при выходе которых створки расходятся и нить распадается на Н-образные фигуры. Для перенесения неблагоприятных условий служат автоспоры и акинеты с толстой клеточной стенкой.

Примером пластинчатых форм может служить гетеропедия (*Heteropedia*), виды которой встречаются во влажной почве. Эта водоросль размножается при помощи зооспор, образующихся из срединных клеток таллома, и автоспорами.

КЛАСС КСАНТОСИФОНОВЫЕ — XANTHOSIPHONOPHYCEAE

Отличительный признак водорослей этого класса — сифональный, или неклеточный, тип организации таллома.

Порядок ботридиевые — Botrydiales

Таллом представляет собой пузыревидное, мешковидное или нитчатое образование, одетое оболочкой из целлюлозы и пектина, с многочисленными хроматофорами и ядрами.

Летом влажная почва у берегов водоемов, по краям засыхающих луж, по колеям проселочных и лесных дорог иногда буквально усыпана видимыми простым глазом темно-зелеными блестящими пузырьками ботридиума (*Botrydium*), напоминающими рассыпанный бисер. Пузырек, или клетка, имеет примерно 1 мм в диаметре и до 2 мм в высоту, книзу постепенно сужается и переходит в ветвящиеся бесцветные ризоиды, погруженные в почву (рис. 143, Б). Внутри клетки имеется вакуоль, а в тонком постенном слое цитоплазмы содержатся многочисленные дискообразные хроматофоры, мелкие ядра и капли масла. Во время дождя, когда ботридиум заливается водой, внутри пузыря образуются многочисленные зооспоры, выходящие из отверстия в верхней части. Эта замечательная картина выхода зооспор напоминает извержение вулкана. Зооспоры расселяются в воде, оседают на подсыхающей почве и развиваются в новые растения. Когда долго нет осадков и почва пересыхает, содержимое надземной части ботридиума образует апла-

носпоры или переливается в ризоиды и там распадается на цисты или гипноспоры (последнее происходит в конце вегетационного периода). При увлажнении цисты или прорастают непосредственно в новые особи, или формируют зооспоры.

Порядок вошериевые — *Vaucheriales*

Виды рода вошерия (*Vaucheria*)¹ встречаются в пресных водоемах и морях или на влажной почве среди протонемы мхов, часто образуя зеленые бархатистые дерновники. Некоторые из них (истинные галофилы) служат индикаторами на соленость воды. Толстые нити вошерии, достигающей иногда нескольких сантиметров в длину, слабо ветвятся и прикрепляются к субстрату бесцветными лапчатыми ризоидами (рис. 144, А). В нитях хорошо заметны многочисленные постенные зернистые или веретеновидные хроматофоры без пиреноидов и капли масла. Таллом многоядерный, причем мелкие ядра располагаются в цитоплазме глубже хроматофоров. На протяжении таллома можно обнаружить перегородки, отделяющие поврежденные участки. При бесполом размножении в верхней части боковой ветви, отделяющейся перегородкой, формируется одна крупная зооспора. При этом ядра и хроматофоры перемещаются: ядра занимают постенное положение, хроматофоры располагаются глубже, а на поверхности зооспоры соответственно над каждым ядром образуется пара жгутиков. Наверху клетки, в которой сформировалась зооспора, возникает отверстие, через которое она начинает протискиваться (рис. 144, Б). Этот процесс вначале идет довольно медленно, так как образовавшееся отверстие не соответствует крупным размерам зооспоры. Она «отдыхает», раскачивается

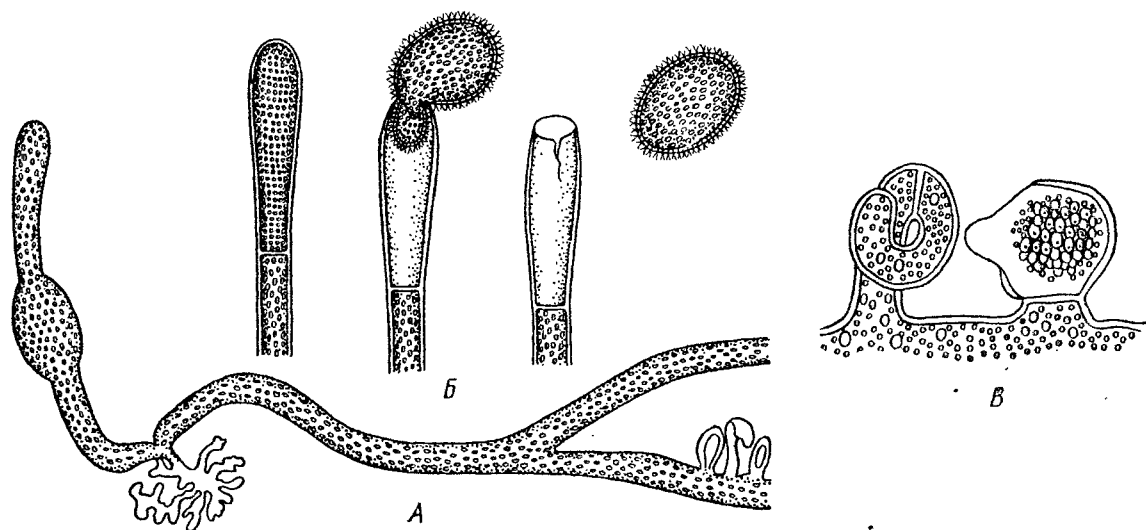


Рис. 144. *Vaucheria*. А — нить с оогониями и антеридиями; Б — зооспорангий с выходящей из него зооспорой; В — антеридий (слева) и оогоний

¹ *Vaucheria* долгое время рассматривалась как зеленая водоросль (порядок Siphonales). Анализ пигментов ее хроматофоров и запасных веществ позволил определить ее истинное положение.

и вдруг выскальзывает; освободившись, начинает быстро плавать при помощи своих многочисленных жгутиков, пока не осядет и не прорастет в новый нитчатый таллом. Свообразные зооспоры вошерии соответствуют комплексу зооспор и представляют собой так называемые синзооспоры. У наземных форм вместо спорангиев с зооспорами часто образуются неподвижные апланоспоры и акинеты с толстой клеточной стенкой.

Половой процесс оогамный. При этом пресноводные виды большей частью однодомны, некоторые морские — двудомны. У пресноводной *V. dichotoma* существуют как однодомные, так и двудомные расы.

Оогоний представляет собой округлый или овальный крупный вырост на поверхности таллома. Он отделяется от таллома перегородкой, образующейся в его основании, и содержит одну яйцеклетку. У однодомных форм рядом с ним (иногда по обе стороны от него) образуются антеридиальные выросты, загибающиеся наподобие бараньего рога. Собственно антеридий представляет собой верхнюю часть этого выроста, отделяющуюся перегородкой, проходящей в месте перегиба (рис. 144, В). В антеридии формируется множество сперматозоидов, каждый с двумя жгутиками неравной длины. Созревание половых продуктов в половых органах, находящихся рядом на талломе, происходит не одновременно, так что яйцеклетка оогония оплодотворяется сперматозоидом, образовавшимся в удаленном от нее антеридии. При созревании яйцеклетки из носика оогония выступает капелька бесцветного содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний через образовавшееся отверстие и оплодотворяет яйцеклетку. Зигота покрывается толстой многослойной оболочкой и наполняется маслом и гематоксиком. После периода покоя она прорастает в новую гаплоидную особь (нить).

Имеются виды, у которых оогонии и антеридии развиваются на так называемых «подставках» — выростах таллома.

Сравнительно немногочисленный отдел желтозеленых, или разножгутиковых, водорослей представляет значительный теоретический интерес главным образом по замечательному параллелизму своей эволюции с зелеными и золотистыми водорослями. Практическое же значение определяется их участием (наравне со многими другими водорослями) в создании первичной продукции, в цепи питания обитателей воды, в образовании сапропеля в водоемах, а в почве — в накоплении органических веществ. Некоторые из них используются как индикаторы санитарного состояния воды водоема.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — DIATOMEAE, BACILLARIOPHYTA

Диатомовые водоросли — обширный отдел низших растений, чрезвычайно богатый видами (более 10 000). Это одноклеточные и колониальные организмы микроскопически малых размеров, широко распространенные

и вдруг выскальзывает; освободившись, начинает быстро плавать при помощи своих многочисленных жгутиков, пока не осядет и не прорастет в новый нитчатый таллом. Свообразные зооспоры вошерии соответствуют комплексу зооспор и представляют собой так называемые синзооспоры. У наземных форм вместо спорангиев с зооспорами часто образуются неподвижные апланоспоры и акинеты с толстой клеточной стенкой.

Половой процесс оогамный. При этом пресноводные виды большей частью однодомны, некоторые морские — двудомны. У пресноводной *V. dichotoma* существуют как однодомные, так и двудомные расы.

Оогоний представляет собой округлый или овальный крупный вырост на поверхности таллома. Он отделяется от таллома перегородкой, образующейся в его основании, и содержит одну яйцеклетку. У однодомных форм рядом с ним (иногда по обе стороны от него) образуются антеридиальные выросты, загибающиеся наподобие бараньего рога. Собственно антеридий представляет собой верхнюю часть этого выроста, отделяющуюся перегородкой, проходящей в месте перегиба (рис. 144, В). В антеридии формируется множество сперматозоидов, каждый с двумя жгутиками неравной длины. Созревание половых продуктов в половых органах, находящихся рядом на талломе, происходит не одновременно, так что яйцеклетка оогония оплодотворяется сперматозоидом, образовавшимся в удаленном от нее антеридии. При созревании яйцеклетки из носика оогония выступает капелька бесцветного содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний через образовавшееся отверстие и оплодотворяет яйцеклетку. Зигота покрывается толстой многослойной оболочкой и наполняется маслом и гематохромом. После периода покоя она прорастает в новую гаплоидную особь (нить).

Имеются виды, у которых оогонии и антеридии развиваются на так называемых «подставках» — выростах таллома.

Сравнительно немногочисленный отдел желтозеленых, или разножгутиковых, водорослей представляет значительный теоретический интерес главным образом по замечательному параллелизму своей эволюции с зелеными и золотистыми водорослями. Практическое же значение определяется их участием (наравне со многими другими водорослями) в создании первичной продукции, в цепи питания обитателей воды, в образовании сапропеля в водоемах, а в почве — в накоплении органических веществ. Некоторые из них используются как индикаторы санитарного состояния воды водоема.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — DIATOMEAE, BACILLARIOPHYTA

Диатомовые водоросли — обширный отдел низших растений, чрезвычайно богатый видами (более 10 000). Это одноклеточные и колониальные организмы микроскопически малых размеров, широко распространенные

в бентосе и особенно в планктоне как морей и океанов, так и пресных вод с разным химическим составом и температурой. Некоторые виды обитают в верхних слоях почвы, на влажных скалах, в горячих источниках, на снегу и во льдах полярных областей. Ф. Нансен во время плавания на «Фраме» наблюдал появление на льду бурых пятен (скопления диатомей), под которыми лед быстро таял.

Несмотря на большое разнообразие в строении отдельных форм и колоний им присущи общие специфические особенности в строении клетки и особенно клеточной оболочки. К наружному уплотненному слою протопласта клетки (плазмалемме) плотно примыкает панцирь из кремнезема (кремниевое гидрогеля, подобного опалу). Панцирь состоит из двух половинок, надевающихся друг на друга, как крышка на коробку. Каждая половинка в свою очередь состоит из так называемой створки («донышка») и спаянного с ней пояскового кольца. Большая створка — эпитека (крышечка) охватывает своим поясковым кольцом поясковое кольцо меньшей створки — гипотеки (коробочки).

Очертания клетки зависят от ее положения, т. е. клетка может быть видна со створки, когда она лежит плашмя, или с пояска («в профиль»), когда видно, как пояски находят друг на друга. У некоторых диатомей в течение жизни образуются дополнительные поясковые кольца или вставочные ободки между створкой и пояском. На них часто развиваются септы, или неполные перегородки, разделяющие клетку на сообщающиеся между собой камеры.

В зависимости от конфигурации клетки и структуры створок одни диатомовые имеют со стороны створки радиальную симметрию, другие — двустороннюю. Через первые можно провести не менее трех плоскостей симметрии, а через вторые — не более двух. Первые выделяют в класс центрические (*Centrophyceae*), а вторые — в класс перистые, или пеннатные (*Pennatophyceae*).

Оболочка клетки не гомогенна. Во-первых, электронно-микроскопические и цитохимические исследования показали, что снаружи панциря, как и внутри него, располагается тонкий слой органического вещества. Во-вторых, на створках имеются характерные структуры. Они настолько постоянны и правильны, что имеют большое значение в систематике диатомей. Под микроскопом они видны как система точек, штрихов, ребер, ячеек и т. п. На самом же деле это или сквозные поры, или камеры, открывающиеся внутрь либо наружу, или чередующиеся более толстые и тонкие участки панциря. Их строение имеет разную степень сложности, а дно пронизано многочисленными отверстиями. Отверстия в стенке панциря, сообщающие протопласт клетки с окружающей средой, занимают от 10 до 75 % площади створки.

Для многих планктонных форм характерны выросты на панцире. Клетки некоторых колониальных диатомей соединяются друг с другом при помощи этих выростов (см. рис. 146, Г).

Некоторые бентосные диатомеи из класса перистые способны к активному движению. Их содержимое сообщается с внешней средой продольной щелью или швом, проходящим или непосредственно по створковой стороне, или по особым выростам панциря — киям, расположен-

ным вблизи длинной оси створки или по краю ее¹. С движением связаны и так называемые узелки, или внутренние утолщения стенок створки, видимые под световым микроскопом как три небольшие круглые выпуклости: одна в центре и по одной на концах створочной стороны панциря (см. рис. 147, А, Б).

Движение диатомей — сложный процесс, представляющий собой следствие перемещений цитоплазмы в шве и вертикальных каналах, проходящих в узелках. В движении принимают участие две системы органов: до 30 мелких, преломляющих свет частиц, расположенных вблизи шва в каждом конце клетки, и длинные фиброзные тяжи, или ленты, проходящие под швом. Светопреломляющие частицы выделяют локомоторное вещество через конечные поры и по всей длине шва; благодаря сокращению фиброзных тяжей локомоторное вещество выделяется, оставляя на субстрате слизистый след.

Цитоплазма располагается в клетке тонким постенным слоем, а у некоторых и в середине клетки, где помещается ядро. Остальная, большая часть клетки заполнена вакуолью.

Хроматофоры у большинства постенные, бывают в разном количестве (один, два, много). Это или крупные пластинки, иногда с пиреноидом, или зернистые образования часто неправильной формы. Они имеют желтую или желто-бурую окраску и содержат хлорофиллы «а» и «с», β- и Σ-каротин, пять ксантофиллов (например, диадино-ксантин, в большом количестве фукоксантин и др.). Мертвые клетки диатомей зеленеют, так как дополнительные к хлорофиллу пигменты разрушаются и выходят из клетки. В ультрамикроскопическом строении хроматофора диатомей много общего с золотистыми водорослями; в частности, ламеллы состоят из трехтилакоидных дисков, имеется один опоясывающий тилакоид.

Продукты ассимиляции — масла, отлагающиеся в клетке в виде капель, волютин (или метахроматин) и хризоламинарин.

У большинства диатомей ядро помещается в цитоплазменном мостике в центре клетки, у немногих располагается вблизи одной из створок, имеет одно или несколько ядрышек и мелкие хроматиновые зерна. У некоторых диатомей по обе стороны от ядра находится пара диктиосом (аппарат Гольджи), обнаруживаемых под электронным микроскопом.

Размножаются диатомей, во-первых, вегетативным делением клеток, особенно интенсивным весной или в начале лета. Во-вторых, у них есть половой процесс. При вегетативных делениях масса протопласта увеличивается, вследствие чего обе половинки панциря отодвигаются друг от друга. Ядро митотически делится, затем протопласт разделяется пополам в плоскости, параллельной створкам. Каждый новый протопласт наследует половину панциря, а вторая образуется заново, причем у обеих дочерних клеток она будет меньшей — гипотекой

¹ Шов может быть щелевидным, в виде узкой короткой или длинной щели, прорезывающей стенку створки, или более сложным — каналовидным, расположенным в выросте стенки створки (в киле). С внешней средой он сообщается щелью, а в полость клетки открывается рядом отверстий с окремневшими перегородками.

рис. 14/, Д). После этого две дочерние клетки у одиночно живущих форм расходятся, а у колониальных остаются соединенными своими створками. Так как окремневшие панцири клеток не способны растягиваться, то при каждом делении одна из дочерних клеток равна материнской (у которой эпитека переходит от материнской клетки), а другая становится меньше (у которой эпитекой служит гипотека материнской клетки). В результате последующих делений размеры клеток в популяции прогрессивно уменьшаются.

Математически ход деления диатомей можно выразить следующим образом: после n делений из одной клетки образуется 2^n клеток и $n+1$ вариантов размеров. В каждый данный момент количество клеток каждого размера может быть выражено коэффициентом суммы биномов $(x+y)^n$. Например, после четвертого деления общее количество клеток будет 2^4 , т. е. 16. Вариантов размеров при этом будет $4+1=5$, а количество клеток каждого размера — 1, 4, 6, 4, 1.

При этом должно быть очень быстрое мельчание клеток в популяции, что иллюстрируется следующей таблицей (табл. 4).

Таблица 4. Уменьшение в размерах клеток диатомей в результате деления

Материнская клетка	А	Б	В	Г	Д	Е	Общее количество клеток
После 1-го деления	1	—	—	—	—	—	1
» 2-го »	1	1	—	—	—	—	2
» 3-го »	1	2	1	—	—	—	4
» 4-го »	1	3	3	1	—	—	8
» 5-го »	1	4	6	4	1	—	16
	1	5	10	10	5	1	32

В действительности деление диатомовых водорослей как в природе, так и в условиях культивирования протекает не в точном соответствии с этим законом. Так, у некоторых форм, имеющих толстые панцири, например у видов рода мелозира (*Melosira*), можно наблюдать повторное деление более крупных дочерних клеток, в то время как меньшие не делятся. У некоторых диатомовых пояски панциря более эластичны, так что разница в величине эпитеки и гипотеки становится едва различимой. Электронно-микроскопическое изучение панцирей некоторых диатомей показало, что некоторые части панциря не срастаются, а сочленяются между собой подвижным механизмом, напоминающим сустав, что делает возможным раздвигание частей панциря и выравнивание разницы в размерах эпитеки и гипотеки.

Обычно уменьшению размеров клеток диатомей в ходе последовательных делений противопоставляется увеличение их в результате полового процесса. Однако этот процесс происходит и у неизмельчавших клеток, поэтому можно предположить, что половой процесс зависит не только от уменьшения размеров клеток, но и от каких-то других факторов.

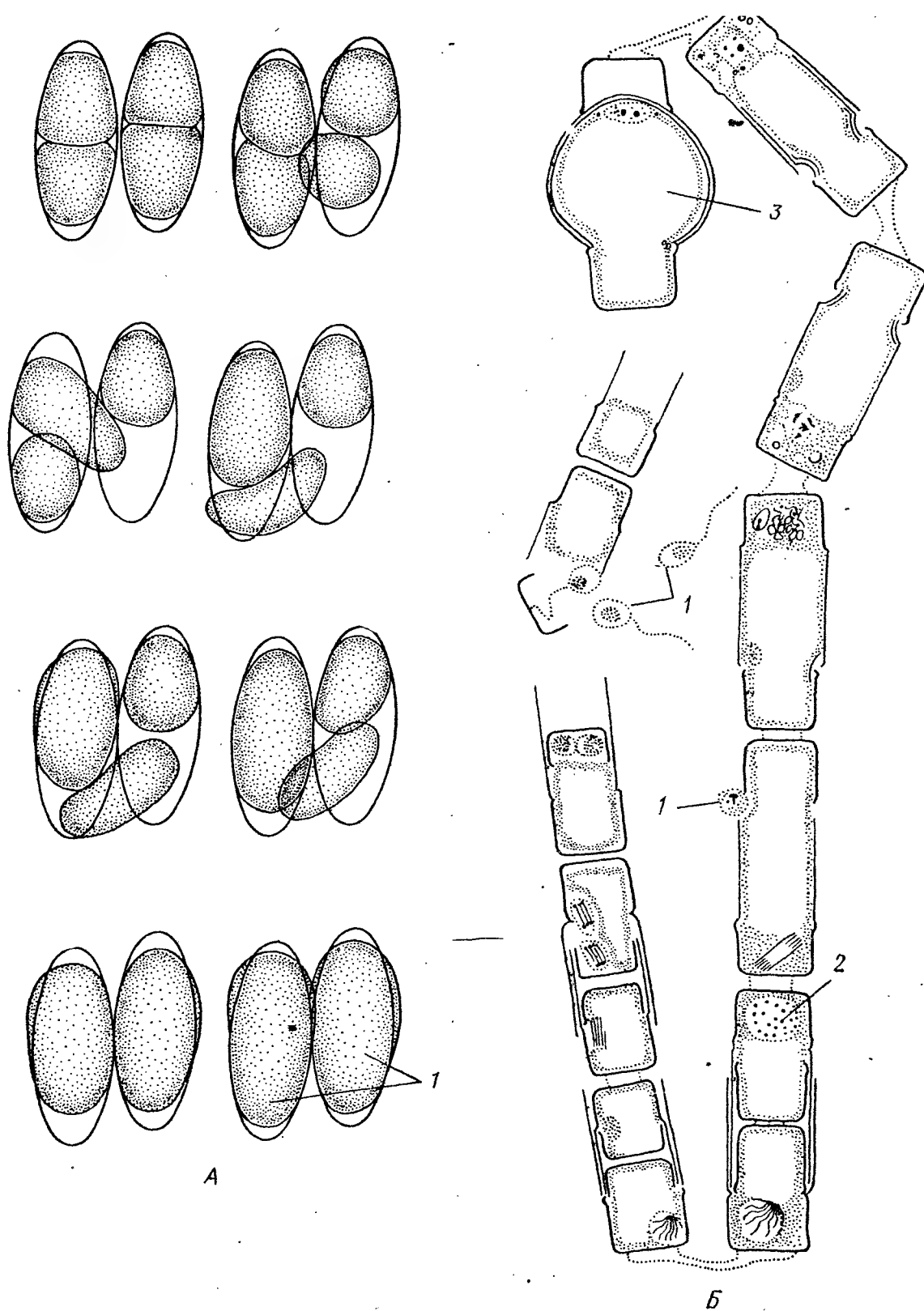


Рис. 145. А — схема полового процесса и образования аукоспор (1) пеннатных диатомей на примере *Gomphonema parvulum*; Б — *Melosira*:
1 — развитие сперматозоидов, 2 — развитие яйца, 3 — образование аукоспоры

У пеннатных диатомей (например, у гомфонемы) половой процесс напоминает конъюгацию десмидиевых водорослей (рис. 145, А). Две особи сближаются и выделяют слизь. В каждой клетке ядро редуционно делится на четыре, из которых у одних видов три, а у других два дегенерируют. В первом случае весь протопласт каждой клетки становится гаметой, во втором — образует две гаметы. Копуляция происходит таким образом, что гамета одной из клеток, двигаясь амебообразно, переходит к гамете другой клетки, остающейся на месте. В случае формирования каждой клеткой двух гамет одна из них переходит в копулирующую клетку, а другая остается на месте и сливается с гаметой, переползающей из другой клетки. У некоторых диатомей конъюгирующие клетки, лежащие далеко друг от друга, могут образовать слизистые каналы для прохождения гамет. Подвижные гаметы можно рассматривать как мужские, а остающиеся на месте — как женские. Таким образом, при половом процессе этого типа можно говорить о физиологической анизогамии.

В результате полового процесса, происходящего очень быстро (в течение нескольких минут), развиваются одна или две зиготы, которые увеличиваются в размерах и превращаются в так называемые ауксоспоры (от греч. «ауксо» — увеличиваю, расту). При этом тонкая оболочка зиготы расплывается или разрывается и ее остатки заметны на концах ауксоспоры. Зрелые ауксоспоры одеваются оболочкой, постепенно приобретающей характерную для данного вида структуру, и превращаются в вегетативные клетки. У некоторых диатомей ауксоспоры могут возникать в пределах одной клетки. При этом материнская клетка или образует две гаметы, копулирующие друг с другом, или в ее неподелившемся протопласте сливаются два ядра (автогамия). У некоторых имеет место диплоидный партеногенез, т. е. без всякого слияния клеток или ядер из вегетативной клетки формируется азигота, превращающаяся в ауксоспору.

У центрических диатомей (например, у *Melosira*) обнаружен оогамный половой процесс. В одних клетках образуются четыре сперматозоида с одним или двумя жгутиками, в других также происходит редуционное деление ядра, в результате которого в клетке остается только одно жизнеспособное ядро. Эта клетка соответствует оогонию с одной яйцеклеткой. Свободноплавающие сперматозоиды проникают в оогоний и оплодотворяют ее. Зигота одевается пектиновой оболочкой и превращается в ауксоспору (рис. 145, Б). Интересно, что оогамия доказана и у одного вида рода рабдонема (*Rhabdonema adriaticum*) из класса пеннатных диатомей. Таким образом, эта бесшовная диатомея может рассматриваться как связующее звено между классами пеннатные и центрические.

Как видно из обзора полового процесса диатомей, вегетативные особи представляют собой диплоидные организмы, а гаметы — гаплоиды. Это свидетельствует о том, что они проделали своеобразный и сложный путь эволюционного развития, не превратившись, однако, в многоклеточные формы. Существование сперматозоидов у центрических диатомей и образование пульсирующих вакуолей при вегетативном делении у некоторых родов (*Attheya*, *Rhizosolenia*, *Nitzschia* и др.)

указывают на возможное происхождение диатомей от жгутиковых. В свою очередь жгутиковая стадия и палеонтологические данные свидетельствуют о том, что представители класса центрические должны рассматриваться как более примитивные и более древние, чем представители класса пеннатные.

У некоторых морских и реже пресноводных представителей центрических диатомей известны цисты. Они очень похожи на цисты золотистых водорослей, что служит одним из доказательств филогенетической близости обоих отделов.

Известно, что диатомеи могут долго существовать без воды. По-видимому, протопласт их способен к перенесению неблагоприятных условий в состоянии анабиоза.

КЛАСС ЦЕНТРИЧЕСКИЕ — CENTROPHYCEAE

Виды класса особенно широко представлены в планктоне морей и океанов как одни из главных продуцентов органических веществ. Это одноклеточные или колониальные формы, характеризующиеся радиальной симметрией клеток, отсутствием активной подвижности (не имеют швов на панцире) и оогамным половым процессом.

В классе содержится пять порядков, различающихся главным образом формой панциря и очертаниями створок.

В планктоне и на дне пресных и морских водоемов обычны виды рода циклотелла (*Cyclotella*), иногда образующих колонии в виде непрочных цепочек. Клетки их похожи на круглую невысокую коробочку. Краевая зона створки несет радиальные штрихи или ребрышки, а центральная часть более выпукла и у большинства видов бесструктурна (рис. 146, А). Многочисленные хроматофоры в виде мелких пластинок располагаются по створковым сторонам.

Сходный внешний вид имеют представители рода косцинодискус (*Coscinodiscus*), встречающиеся в тех же местообитаниях. Но на их створковых сторонах радиальными или тангентальными рядами, реже беспорядочно располагаются точки, или ареолы, а по краю створки у некоторых видов имеются шипики (рис. 146, Б). Клетки в виде более высоких цилиндрических или бочонкообразных коробочек характерны для видов рода мелозира (*Melosira*), обитающих преимущественно в планктоне и бентосе пресных и соленых водоемов. Клетки соединены створками в плотные нити (колонии) при помощи слизи, а у некоторых видов — и при помощи шипиков. Створки всегда круглые, покрыты нежными или грубыми точками (порами), часто образующими радиальные ряды. Многочисленные хроматофоры имеют вид дисков или лопастных образований (рис. 146, В).

У видов рода хетоцерос (*Chaetoceros*) клетки иногда имеют вставочные ободки. Особенно же типичны для них длинные полые щетинки или шипы на каждом из полюсов их эллиптических створок. Этими шипами они обычно соединяются в длинные цепочки, при этом шипы соседних клеток перекрещиваются и иногда срастаются в основании (рис. 146, Г). Эти виды почти исключительно морские, планктонные.

Как уже говорилось, вегетативные клетки представителей класса

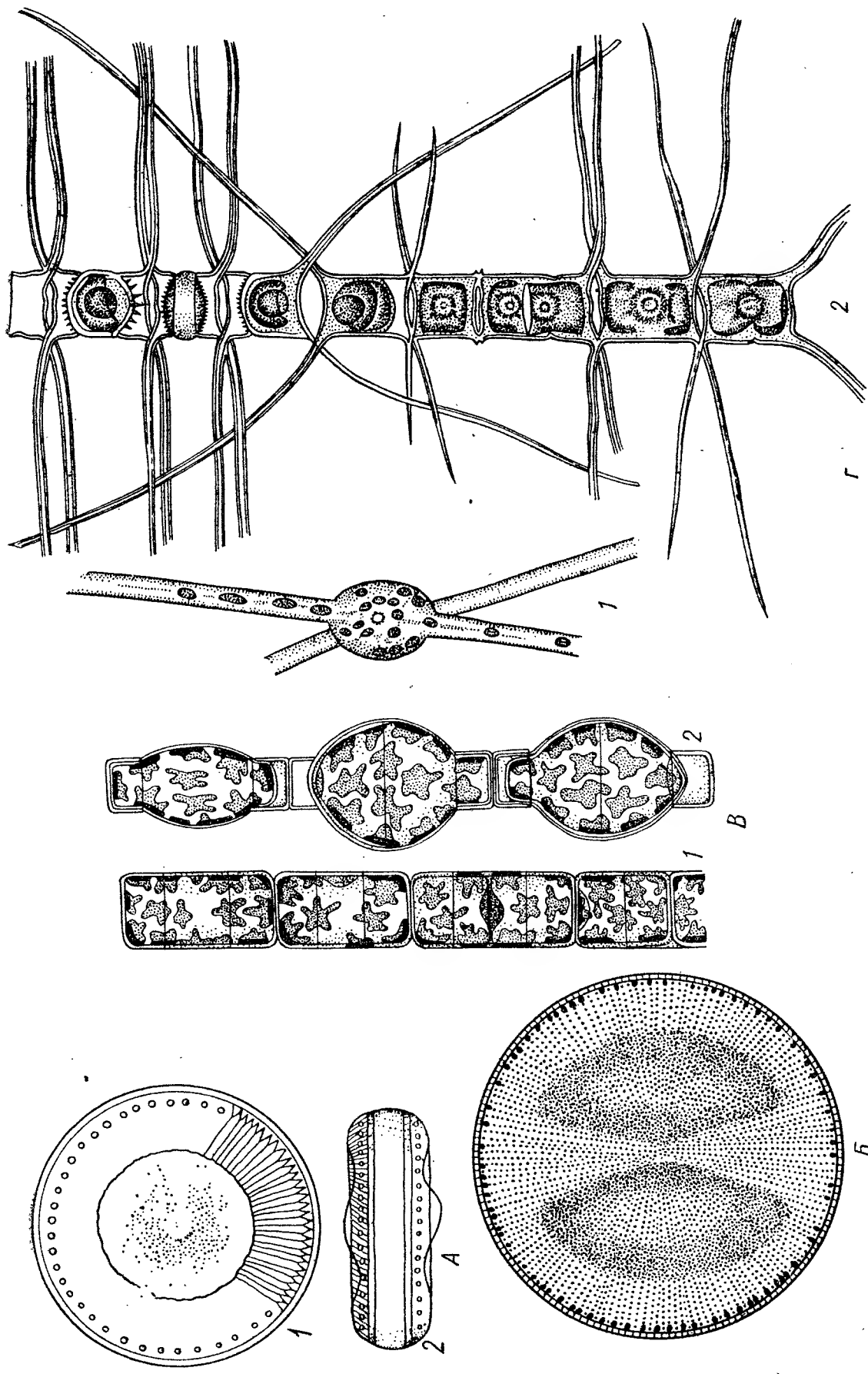


Рис. 146. А — *Cyclotella*:
1 — вид со створки. 2 — вид с пояска;

Б — *Coscinodiscus*, панцирь со створки;

В — *Melosira*:
1 — нить с пояска, 2 — нить с аукоспорамии;

Г — *Chaetoceros*:
1 — клетка со створки, 2 — часть цепочки (клетки видны с пояска)

центрические не обладают подвижностью, что, по-видимому, связано с жизнью в планктоне, но в то же время они эволюционировали в направлении усложнения строения клетки. Для них характерны различные выросты (хетоцерос), образование тонких малоокремневших промежуточных поясков, увеличивающих поверхность клетки и уменьшающих ее плотность, и другие признаки, носящие такой же приспособительный характер, например отложение в клетках масла, имеющего меньшую плотность, чем вода, мощные обертки из слизи вокруг клеток, сравнительно слабое окремнение панциря и т. д. Последнее объясняется очень малым содержанием кремния в поверхностных слоях морей и океанов.

КЛАСС ПЕРИСТЫЕ, ИЛИ ПЕННАТНЫЕ,— PENNATORHUSAE

Одноклеточные или колониальные водоросли. Клетки линейные или ланцетовидные, реже эллиптические или округлые, биполярные, с перистой структурой панциря. Среди них есть подвижные (со швом) и неподвижные. Половой процесс типа конъюгации. Класс содержит четыре порядка, различающихся в основном степенью развития шва (от бесшовных до обладающих каналовидным швом).

Типичные представители порядка шовные (Raphinales) — виды рода пиннулярия (*Pinnularia*), встречающиеся на дне или в обрастаниях у берегов в различных, преимущественно пресных водоемах. Предпочитают воды, бедные известью. Со створки эти одноклеточные водоросли имеют вид вытянутого эллипса. Вдоль створковой стороны посередине проходит шов в виде тонкой, слегка изогнутой линии. На обоих концах клетки и в середине находятся терминальные и центральный узелки. Края створки имеют четкий рисунок из параллельных ребрышек, не доходящих до линии шва, которые представляют собой перегородки узких поперечных камер на внутренней стороне створки. Вдоль обоих краев створки видны в профиль (так как размещаются на поясковых сторонах) крупные пластинчатые хроматофоры в виде двух узких полосок желто-бурого цвета. В центре клетки находится цитоплазматический мостик, в котором лежит ядро. По обе стороны от мостика имеются вакуоли, капли масла и зерна волютина.

С пояска клетка имеет вид продолговатого прямоугольника и вся окрашена в желто-бурый цвет. В этом положении в ней видны все указанные органеллы и включения, но пояски панциря не несут никаких скульптурных утолщений и на загибе створки видны только конечные участки перегородок между камерами. Узелки имеют вид сосочкообразных утолщений панциря (рис. 147, А—Г).

Размножаются вегетативным делением.

Виды рода навикула (*Navicula*, рис. 148, А) встречаются в тех же местообитаниях, что и пиннулярия, но чаще, чем она, в солоноватых и морских водах. Многие из них очень похожи на виды пиннулярии и отличаются от них главным образом отсутствием камер в створках. Кроме того, у многих видов концы клеток сужены таким образом, что

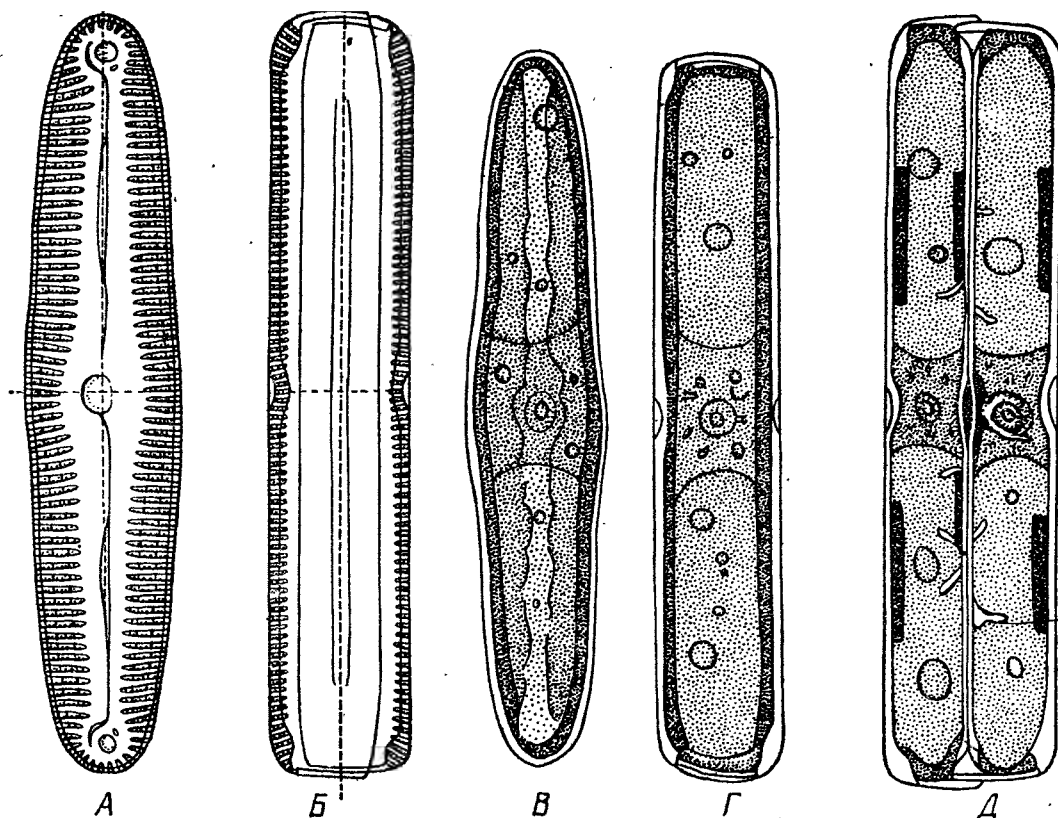


Рис. 147. *Pinnularia*. А — панцирь со створки; Б — панцирь с пояса; В — клетка со створки; Г — клетка с пояса; Д — деление клетки (две дочерние клетки с пояса)

форма клетки напоминает лодочку (от лат. *pavicula* — лодочка).

Эпифитные виды рода навикула часто удерживаются на поверхности водорослей или высших растений, образуя на них полые слизистые трубки, в которых они свободно передвигаются и таким образом выносятся над субстратом в более благоприятные условия освещения.

Виды сходных родов гиросигма (*Gyrosigma*) из пресных и плевросигма (*Pleurosigma*) из морских водоемов имеют створки, согнутые в виде буквы S, и отличаются друг от друга штриховкой панциря (рис. 148, Б, В).

Из подвижных бентосных форм также широко распространены в различных местообитаниях виды рода ницшия (*Nitzschia*). Клетки этих диатомей имеют палочковидные очертания, концы их заострены, на каждой створке имеется киль с каналовидным швом, идущий вдоль одного из краев створки (на противоположных сторонах у эпитеки и гипотеки, т. е. кили расположены по диагонали (рис. 148, Г).

Очень массивны и сложны панцири у видов сурирелла (*Surirella*) — еще одного рода из бентоса пресных, солоноватых и морских водоемов. Со створки очертания ее эллиптические, яйцевидные, у некоторых гитаровидные, а с пояса клиновидные (рис. 148, Д). Вдоль каждой створки по краям проходят два гребня, или кили, с каналовидным швом. Таким образом, клетка здесь имеет всего четыре шва.

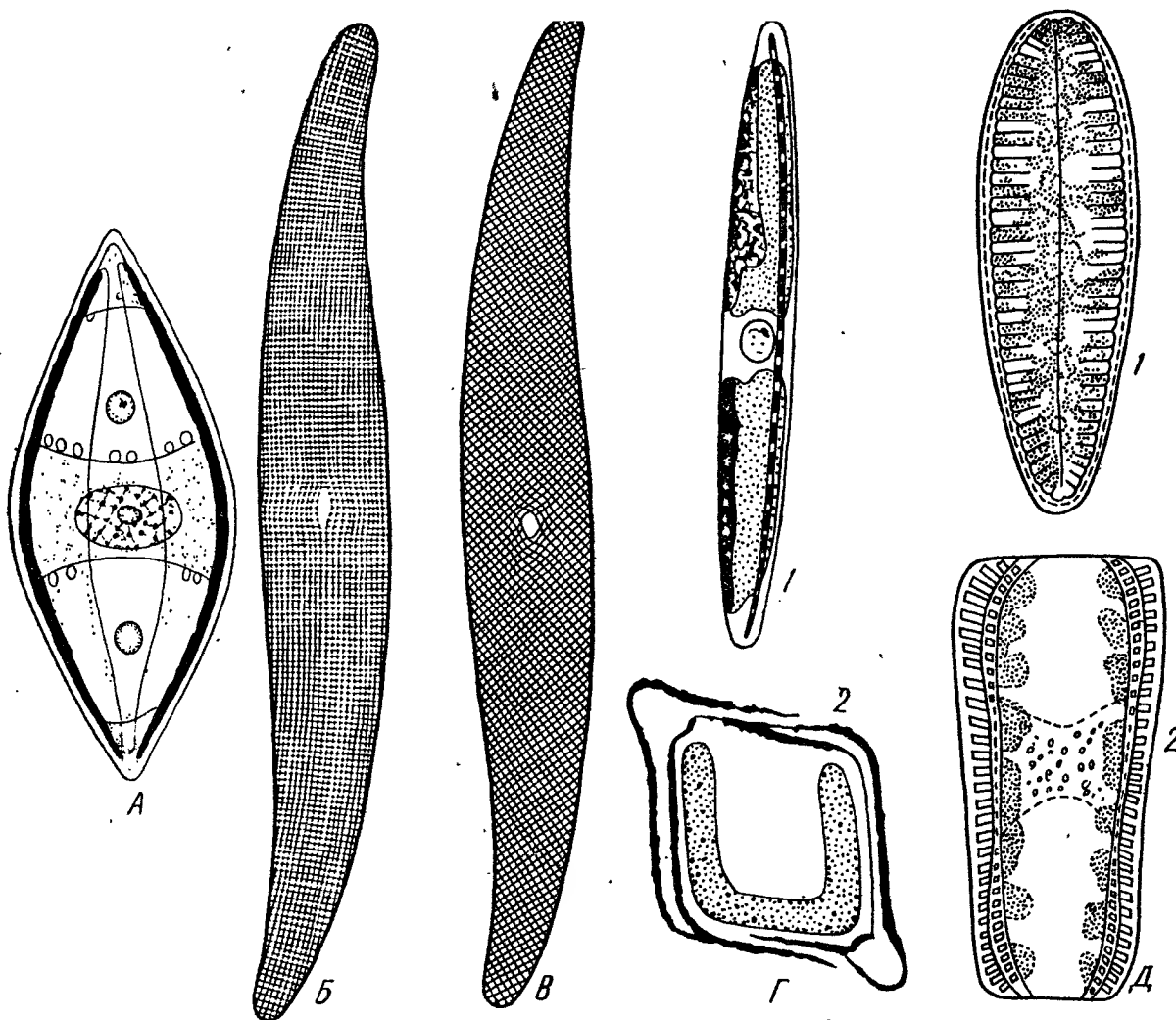


Рис. 148. А — *Navicula*, вид со створки; Б — *Gyrosigma*, вид со створки; В — *Pleurosigma*, вид со створки; Г — *Nitzschia*:
1 — клетка со створки, 2 — поперечное сечение;
Д — *Surirella*:
1 — клетка со створки, 2 — клетка с пояса

На дне литоральной зоны главным образом пресных водоемов и в обрастаниях широко распространены виды рода цимбелла (*Cymbella*). Створки их обычно полулунной формы, с прямым или вогнутым брюшным и выпуклым спинным краями. Шов обычно эксцентрический, более или менее приближенный к брюшному краю. Хроматофор один, расположен с поясковой стороны. Иногда клетки прикрепляются к субстрату слизистой ножкой, образующейся на одном из концов, или заключены в студенистые трубки, где свободно перемещаются (рис. 149).

В подобных же местообитаниях встречаются виды рода гомфонема (*Gomphonema*), в поперечной плоскости имеющие несимметричную форму (один конец клетки уже другого). Со створки клетка напоминает наконечник молотка, а с пояска клинообразна. Шов проходит

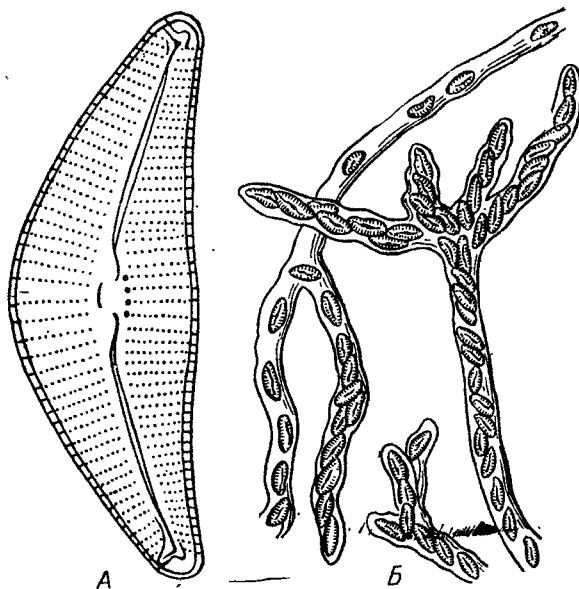


Рис. 149. *Cymbella*: А — панцирь со створки; Б — колония в студенистой трубке

посередине. Два хроматофора расположены по поясковым сторонам. У этих диатомей также может вырабатываться слизистая ножка, при этом возникают ветвистые колонии (рис. 150, А, Б).

В обрастаниях водорослей из рода кладофора, вошерия или высших растений обычно присутствуют виды рода кокконеис (*Cocconeis*). Клетки их имеют очертания эллипса и прикрепляются к субстрату всей плоскостью нижней створки, снабженной швом, а на верхней створке шов отсутствует (рис. 150, В). Хроматофор в виде подковообразно согнутой пластинки располагается на верхней створке.

Из неподвижных перистых диатомей чаще других встречаются виды родов синедра (*Synedra*), фрагилярия (*Fragilaria*), табеллярия (*Tabellaria*) и астрионелла (*Asterionella*). Виды синедры обитают в литорали или обрастаниях пресных, солоноватых и морских вод (типичные планктонные формы также имеются, но очень редки). Они живут одиночно либо в виде пучковидно-вееровидных или звездчатых колоний, прикрепленных к субстрату или свободноплавающих. Клетки их палочковидны, на концах заострены или закруглены и со стороны створок несут нежную поперечную штриховку. С пояска панцирь имеет прямоугольные очертания. Шва у них нет. Хроматофоры (два) располагаются в плоскости створок (рис. 151, А).

У видов фрагилярии клетки очень напоминают клетки видов синедры, но соединяются створками в длинные лентообразные колонии, обитающие преимущественно в литорали, реже в планктоне пресных и солоноватых вод (рис. 151, Б).

Клетки видов рода табеллярия имеют форму табличек (с пояска), снабжены вставочными ободками и септами и соединяются в колонии в виде зигзагообразной цепочки (реже колонии звездчатые). При этом клетки обращены друг к другу створковой стороной и соединяются своими уголками (слизью). Они характерны для литорали и планктона пресных вод (рис. 151, В).

Колонии видов рода астрионелла, обитающие в планктоне пресных водоемов и морей, похожи на изящную звездочку с лучами (клетками), расположенными в разных плоскостях. Каждая клетка имеет вид тонкой палочки со слегка расширенными концами, причем свободные концы несколько уже, чем концы, которыми клетки соединяются в центре звездочки. Хроматофоры в клетках, так же как у видов рода табеллярия, имеют вид мелких зерен (рис. 151, Г).

✓ Как уже указывалось, диатомовые водоросли широко представ-

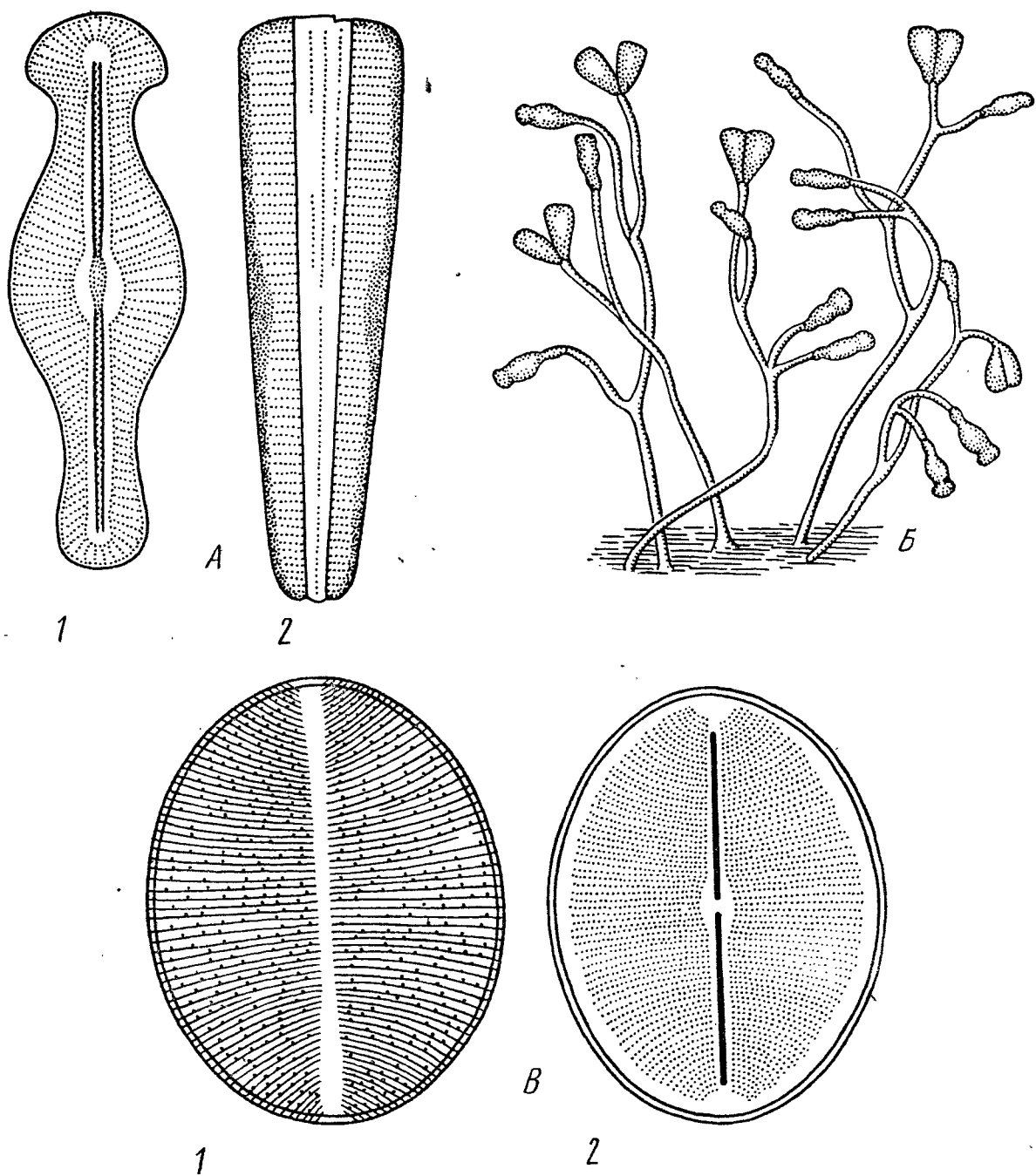


Рис. 150. А — *Gomphonema*:
 1 — панцирь со створки, 2 — панцирь с пояска,
 Б — колония *Gomphonema*; В — *Cocconeis*:
 1 — верхняя створка, 2 — нижняя створка

лены в самых различных местообитаниях, часто встречаясь в массовых количествах. Однако некоторые виды и роды приурочены к специфическим экологическим условиям, определяемым химическим составом воды, освещенностью, степенью загрязнения органическими веществами и т. п. Так, виды рода мелозира — типичные представители планктона вод, богатых органической пищей, в то время как виды родов цикло-

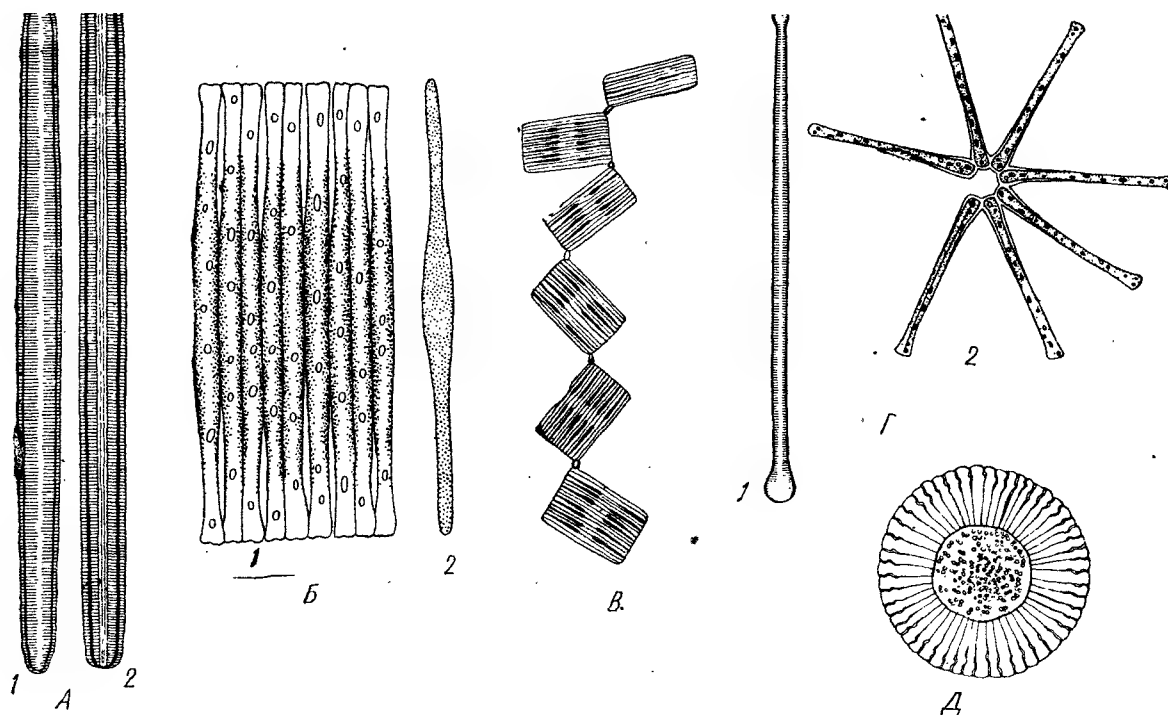


Рис. 151. А — *Synedra*:
 1 — панцирь со створки, 2 — панцирь с пояска;
 Б — *Fragilaria*:
 1 — колония, 2 — панцирь со створки;
 В — *Tabellaria*, общий вид колонии; Г — *Asterionella*:
 1 — панцирь со створки, 2 — общий вид колонии;
 Д — *Planktoniella sol*

телла, синедра встречаются в водах, бедных органическими веществами. При очень высокой степени эутрофности, вызываемой сточными водами, в планктоне появляются определенные популяции рода ницшия (*Nitzschia palea*) и других родов. В кислых водах, богатых гумусовыми веществами, обнаруживаются, например, особые виды родов фрустулина (*Frustulina*) и табеллярия. Специфическая флора диатомовых живет и в ручьях с чистой и холодной водой и т. п. В нижних течениях потоков с большим количеством органических веществ, где дно, камни и погруженные части водных растений часто покрыты слоем слизи, в ней в больших количествах скапливаются бактерии, микроскопические животные и водоросли, главным образом диатомовые. Обитатели слизи таких полисапробных зон все вместе образуют огромную физиологически активную адсорбирующую поверхность, играющую решающую роль в процессах самоочищения воды.

Большое значение в распространении диатомовых водорослей имеют азот и фосфор, добавление которых обычно стимулирует их развитие. Этим объясняется, в частности, особенно большое скопление морских планктонных диатомей против устьев больших рек, приносящих воду, обогащенную азотом. Во влажном климате тропиков многие диа-

томеи живут на листьях деревьев вместе с синезелеными водорослями, ассимилирующими азот атмосферы. Пресноводные диатомовые обнаруживают повышенную потребность в железе и хорошо развиваются при содержании Fe_2O_3 до 2—3 мг в 1 л воды.

Многие диатомеи можно использовать как индикаторы водоема, а некоторые — даже как индикаторы морских течений. Так, в течении Гольфстрим доминирует один из видов центрической диатомовой водоросли — планктониелла (*Planktoniella sol*, рис. 151, Д).

В природе особенно большое значение имеют планктонные диатомовые. Составляя основную массу растительного планктона, они являются началом пищевой цепи. Их поедают беспозвоночные животные, также обитающие в планктоне, которых в свою очередь поглощает рыбная молодь, а ее пожирают более крупные рыбы и другие животные. Некоторые взрослые рыбы и молодь питаются непосредственно диатомеями (сельдь, хамса, сардина и др.). Следовательно, мощное развитие диатомовых водорослей в планктоне имеет большое хозяйственное значение, так как им определяется богатство водоема рыбой. В литературе отмечается, например, что улов сардины на побережье Индийского океана зависит от развития одного из видов фрагилярии (*Fragilaria oceanica*). Аналогичное значение могут иметь и бентосные диатомеи. Установлено, что некоторые мелкие животные специализировались на питании определенными видами таких диатомей. Например, инфузории родов хилодон, окситрихия и другие питаются главным образом видами навикула и ницшия, потребляя по 30—40 экземпляров ежедневно. Обилием диатомей определяется и развитие личинок хирономид.

Однако массовое развитие некоторых диатомовых водорослей может иметь и отрицательное значение. Некоторые из них в больших количествах попадают в жабры личинок рыб и вызывают их гибель. Описан случай массового отмирания моллюсков, культивируемых в морской бухте Японии, жабры которых были буквально забиты планктонной диатомовой водорослью талассиозира (*Thalassiosira decipiens*). Иногда эти водоросли затрудняют лов рыбы, запутываясь в рыболовных сетях, что имело место, например, на Волге около Астрахани при массовом развитии мелозир. У побережья Швеции то же явление вызвало огромное количество другой диатомеи — дидимосфении (*Didymosphaenia geminata*).

Большое практическое значение имеет горная мука, кизельгур, или диатомит, на 50—80 % состоящая из панцирей ископаемых диатомей, которые известны из отложений юрского периода. В палеогене, неогене и антропогенном периоде панцири планктонных диатомей, отлагавшиеся после отмирания водорослей на дне мелководных морских и пресноводных бассейнов, образовали там мощные отложения. Вынесенные на поверхность земли последующими горообразовательными процессами, они и сформировали указанную горную породу. Это масса белого или светло-серого цвета, очень легкая, пористая и твердая. Применяется как полировочный или шлифовальный материал, для тепловой и звуковой изоляции, как фильтрующее вещество в пищевой, медицинской и химической промышленности, ранее использовалась как связующая

масса или наполнитель при изготовлении динамита. Знание ископаемых диатомовых водорослей помогает определить происхождение и возраст различных осадочных пород (так называемый диатомовый анализ).

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ — РНАЕОРНУТА

Для водорослей этого отдела характерны хроматофоры, окрашенные в бурый цвет благодаря тому, что помимо хлорофиллов «а» и «с» (хлорофилл «b» отсутствует) и β -каротина имеется избыток бурых ксантофиллов, особенно фукоксантина.

Хлоропласты, или хроматофоры, помимо оболочки окружены сложной системой мембран, находящейся в прямой связи с оболочкой ядра — «хлоропластной эндоплазматической сетью». Матрикс хлоропласта пересекается параллельными трехтилакоидными ламеллами, окруженными одной или несколькими периферическими (опоясывающими) ламеллами. Свободный от тилакоидов пиреноид выступает из хлоропласта в виде почки (рис. 152). Генофор кольцевидный, находится под перифери-

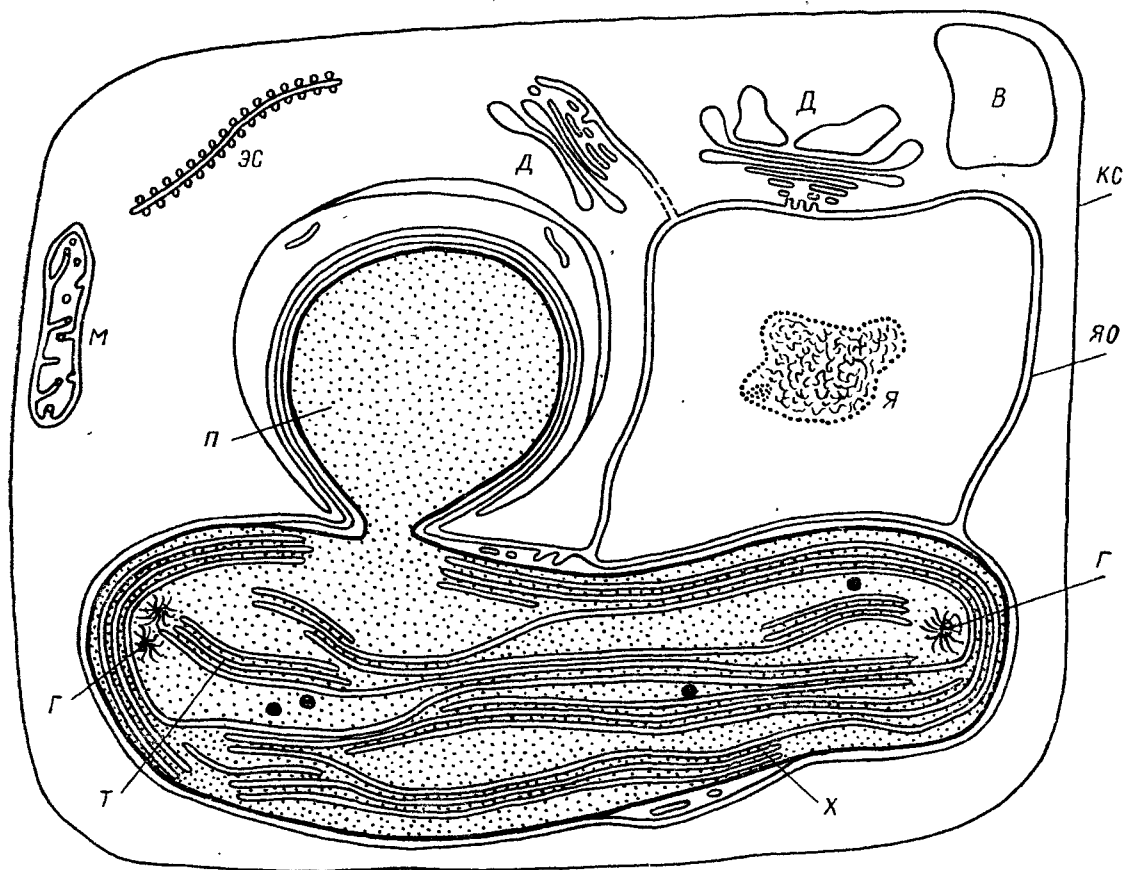


Рис. 152. Схема строения клетки бурой водоросли:

КС — клеточная стенка, М — митохондрии, ЭС — фрагмент канала эндоплазматической сети, Д — диктиосомы, В — вакуоль, Я — ядро, ЯО — ядерная оболочка (в расширении между двумя ее мембранами — в перинуклеолярном пространстве — заключен хлоропласт), Х — хлоропласт с системой тилакоидов (Т), собранных в пачки по три, П — пиреноид с обкладкой, Г — кольцевидный генофор, перерезанный поперек

ческими ламеллами. Запасной полисахарид — ламинарин — откладывается вне хлоропласта в цитоплазме. Помимо ламинарина запасными продуктами служат шестиатомный спирт маннит и жиры. Монадные клетки (зооспоры и гаметы) имеют глазок и жгутики. Глазок — часть пластиды, связан со жгутиковым аппаратом. Жгутики, как правило, в числе двух (у диктиотовых — один), гетероконтные и гетероморфные. Мембрана переднего, обычно более длинного жгута на своей поверхности несет сложно устроенные мастигонемы, которые состоят из трех частей: 1) базальной части (не трубчатой), которая прочно приклеивается к мембране жгута, 2) микротрубчатой части, образованной рядами глобулярных субъединиц, и 3) одной — трех терминальных нитей из одного ряда глобулярных субъединиц (рис. 153, А, В). Мастигонемы формируются внутри клетки в одетых мембраной пузырьках, по-видимому, отшнуровывающихся от перинуклеарного пространства (области между двумя мембранами ядерной оболочки). По мере образования мастигонемы выделяются на поверхность клетки вблизи места отхождения переднего жгута, к мембране которого они и прикрепляются. О роли мастигонем пока ничего не известно. Задний (обычно более короткий) жгут гладкий, его основание, прилегающее к глазку, несет вздутие (рис. 153, Г). У гамет эктокарпуса как передний жгут с трубчатыми мастигонемами, так и задний гладкий жгут несут длинный, часто спирально закрученный терминальный придаток — акроне му, в которую из стержня жгута переходят две центральные микротрубочки (рис. 153, А, В). С помощью акроне мы переднего жгута мужской гаметы осуществляется начальный контакт ее с остановившейся и втянувшей свои жгутики женской гаме той. Сперматозоиды диктиотовых характеризуются лишь одним передним жгутом.

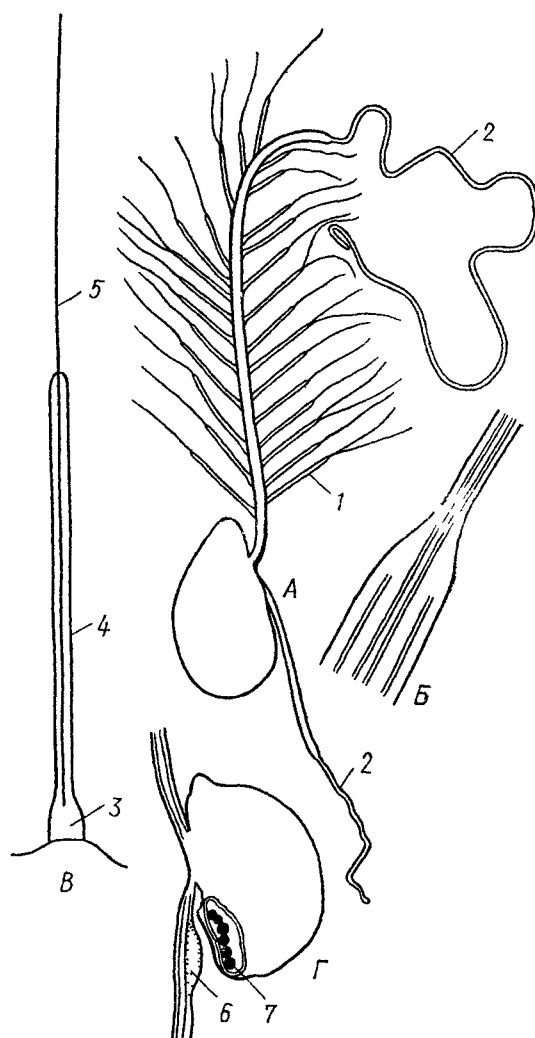


Рис. 153. Схема строения монадных клеток бурых водорослей. А — гамета *Ectocarpus*: передний жгутик с мастигонемами (1) и акронемой (2), задний жгутик гладкий, с акронемой (2); Б — переход от стержня жгута к акронеме, в которую переходят две центральные микротрубочки аксонемы жгута; В — схема строения мастигонемы у *Ascophyllum* (3 — основные мастигонемы, 4 — трубчатая часть, 5 — терминальная нить); Г — сперматозоид *Fucus* со вздутием (6) у основания заднего жгута, прилегающего к стигме (7)

За немногими исключениями бурые водоросли — морские, особенно богато представленные в холодных водах северного и южного полушария. По морфологической и анатомической дифференцировке таллома они стоят на более высоком уровне, чем ранее рассмотренные группы водорослей. Среди них неизвестны ни одноклеточные, ни колониальные формы, ни талломы в виде простой неразветвленной нити. Таллом самых простейших из нынеживущих бурых водорослей гетеротрихальный, у громадного же большинства талломы крупные, компактные ложно-или истиннотканевого строения.

Клетки имеют сильно ослизняющиеся стенки, содержат одно ядро, одну или много вакуолей, обычно постенные хроматофоры различной формы.

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение осуществляется участками таллома. У некоторых имеются специализированные веточки (выводковые почки), которые легко отламываются и вырастают в новые талломы. Бесполое размножение у большинства бурых водорослей происходит посредством зооспор, образующихся в одногнездных или однокамерных спорангиях, которые развиваются на диплоидных растениях (спорофитах) и в которых перед формированием зооспор ядро редукционно делится. У представителей порядка диктиотовых (*Dictyotales*) в одногнездных спорангиях (тетраспорангиях) вместо зооспор, также после редукционного деления ядра, образуются четыре неподвижные апланоспоры — тетраспоры. Гаплоидные зооспоры и тетраспоры прорастают в гаплоидные половые растения — гаметофиты, на которых образуются половые органы. У простейших бурых водорослей половой процесс изогамный, гаметы развиваются в многогнездных или многокамерных спорангиях, состоящих из большого числа (до нескольких сотен) мелких кубических клеток. Протопласт каждой клетки превращается в одну гамету. У ряда бурых водорослей наблюдается гетерогамия, причем гаметы также образуются в многокамерных спорангиях. Спорангии двух видов: одни состоят из большого числа мелких клеток, другие — из меньшего количества более крупных клеток. Соответственно в первых формируются мелкие микрогаметы, а во вторых — крупные макрогаметы.

У наиболее высокоорганизованных бурых водорослей половой процесс oogамный. В oogониях и антеридиях, как правило, образуется по одной гамете (яйцеклетке и сперматозоиду соответственно). Исключения составляют представители порядка фукусовые (*Fucales*), в антеридиях которых развиваются 64 сперматозоида, а oogонии у некоторых родов содержат более одной (две, четыре, восемь) яйцеклетки; например, у рода фукус (*Fucus*) в oogонии образуется восемь яйцеклеток. Антеридии диктиотовых имеют вид многокамерных спорангиев, в каждой камере развивается по одному сперматозоиду, снабженному в отличие от монадных клеток всех остальных бурых водорослей только одним жгутиком. Яйцеклетка оплодотворяется всегда вне oogония. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидное растение.

У всех бурых водорослей, за исключением представителей порядка фукусовых, у которых отсутствует бесполое размножение и которые являются диплоонтами, наблюдается смена генераций: у одних изо-

морфная, у других гетероморфная. Эти разные типы жизненного цикла положены в основу современного деления отдела бурых водорослей (Phaeophyta) на три класса, или когорты (группы порядков): изогенератные (Isogeneratae), характеризующиеся изоморфной сменой поколений, гетерогенератные (Heterogeneratae), включающие бурые водоросли с гетероморфной сменой поколений, и циклоспоровые (Cyclosporeae) с одним порядком фукусовых, где смена поколений отсутствует.

КЛАСС ИЗОГЕНЕРАТНЫЕ — ISOGENERATAE

Порядок эктокарповые — Ectocarpales

Представителем порядка может служить род эктокарпус (*Ectocarpus*, рис. 154), который объединяет, по-видимому, самые примитивные ныне живущие бурые водоросли. Многочисленные виды его распространены во всех морях, особенно холодных, и растут на подводных предметах и других более крупных водорослях. Таллом (как спорофита, так и гаметофита) имеет вид желтовато-бурых кустиков, достигающих в длину нескольких сантиметров. Он состоит из стелющихся по субстрату нитей, от которых отходят вертикальные нити из одного ряда клеток, обильно ветвящиеся. Ветви вертикальных нитей часто оканчиваются многоклеточными бесцветными волосками. Стелющиеся по субстрату нити обнаруживают верхушечный рост. Рост вертикальных нитей у большинства видов диффузный, лишь у некоторых видов у основания волосков дифференцируется ясно выраженная интеркалярная (вставочная) меристема, еще реже встречается верхушечный рост.

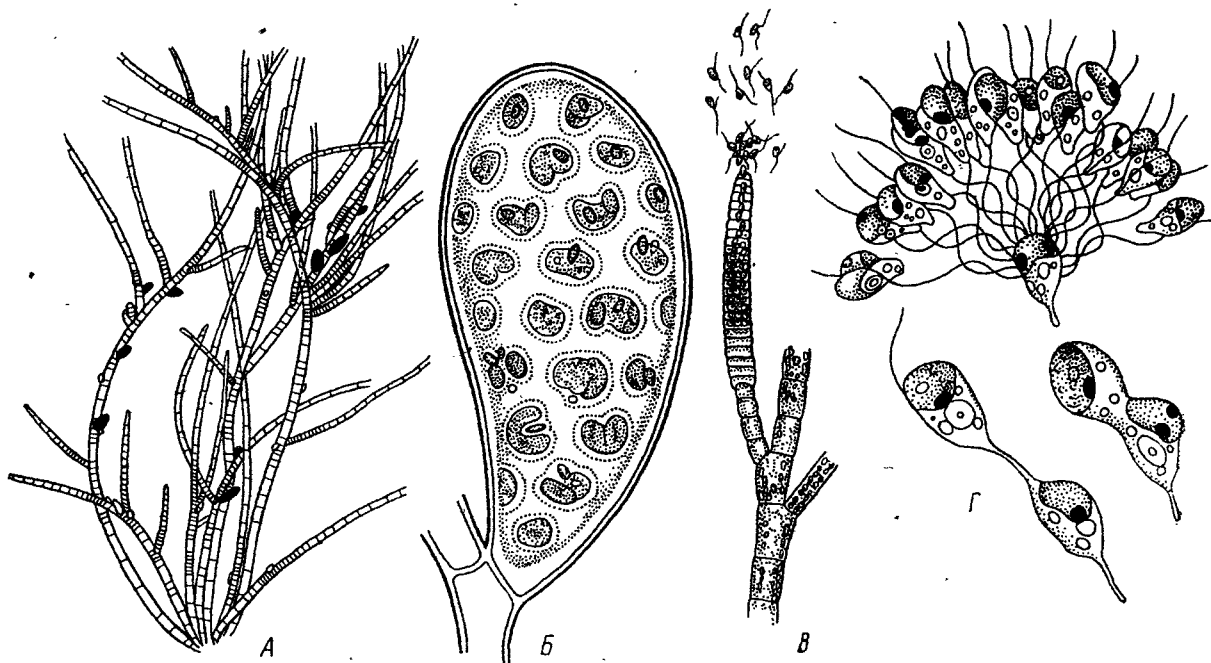


Рис. 154. *Ectocarpus*. А — общий вид; Б — зооспорангий (одногнездный спорангий) с зооспорами; В — гаметангий (многогнездный спорангий) и гаметы; Г — оплодотворение

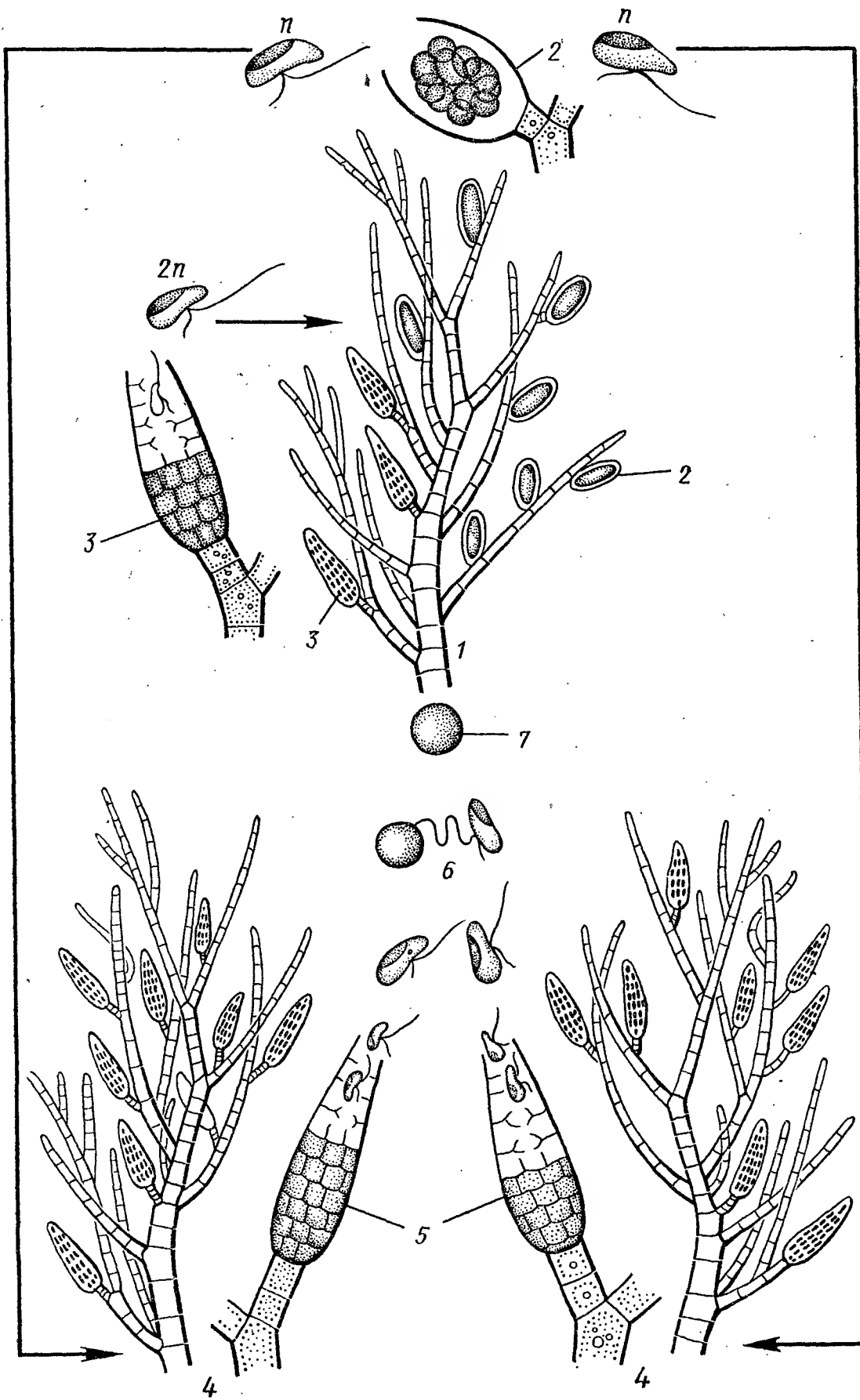
Бесполое размножение — зооспорами. Они развиваются на диплоидных растениях в одногнездных спорангиях, представляющих собой конечные клетки коротких боковых ветвей. Содержимое их распадается на ряд голых зооспор, которые выходят через разрыв стенки спорангия. Образованию зооспор предшествует редуccionное деление ядра, и гаплоидные таким образом зооспоры вырастают в гаплоидные растения, размножающиеся половым путем. Гаметы формируются в многогнездных спорангиях. Хотя они внешне одинаковы и половой процесс у эктокарпуса изогамный, по поведению различают женские и мужские гаметы. Первые быстро теряют подвижность, вторые могут оставаться подвижными до 24 ч. Остановившаяся женская гамета выделяет пахучее, сильно летучее вещество — углеводород эктокарпен ($C_{11}H_{16}$), привлекающий мужские гаметы, которые роём окружают женскую гамету и прочно прикрепляются к ее мембране с помощью акроне-мы переднего жгута. Затем одна из мужских гамет сокращает свой передний жгутик, приближаясь к женской гамете, с которой и сливается. Остальные мужские гаметы уплывают. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидное бесполое растение.

Таким образом, эктокарпус обнаруживает изоморфную смену генераций, от которой в зависимости от климатических условий могут быть отклонения. Так, в некоторых местообитаниях на спорофитах эктокарпуса помимо одногнездных спорангиев наблюдаются многогнездные — нейтральные спорангии, которые в отличие от многогнездных спорангиев, развивающихся на гаметофитах и являющихся гаметангиями, образуют в своих клетках зооспоры — нейтральные споры. Нейтральные споры диплоидны, так как перед их формированием редуccionного деления ядра не происходит, они прорастают в диплоидные растения — спорофиты (рис. 155).

Порядок сфацеляриевые — Sphacelariales

Род сфацелярия (*Sphacelaria*, рис. 156), как и эктокарпус, широко распространен во всех морях и имеет небольшие гетеротрихальные талломы. Однако рост как распростертых, так и вертикальных нитей в талломе сфацелярии строго верхушечный. Апикальная (верхушечная) с густым содержимым клетка делится поперечной перегородкой и последовательно отделяет вниз клетки-сегменты. Клетки-сегменты делятся, в свою очередь, один раз поперечно и каждая из двух дочерних клеток затем делится продольными перегородками, как радиальными, так и тангентальными. В результате этих делений более старые части тал-

Рис. 155. *Ectocarpus*. Цикл развития: на спорофите (1) могут возникать как одногнездные (2), так и многогнездные (3) зооспорангии. В первых после мейоза образуются гаплоидные (n) зооспоры, во вторых — диплоидные ($2n$) зооспоры (нейтральные споры); гаплоидные зооспоры прорастают в гаметофиты (4), несущие многогнездные спорангии (гаметангии) (5). Гаметы (6) копулируют, зигота (7) прорастает в диплоидный спорофит (1); Диплоидные (нейтральные) зооспоры сразу прорастают с образованием диплоидного спорофита (1).



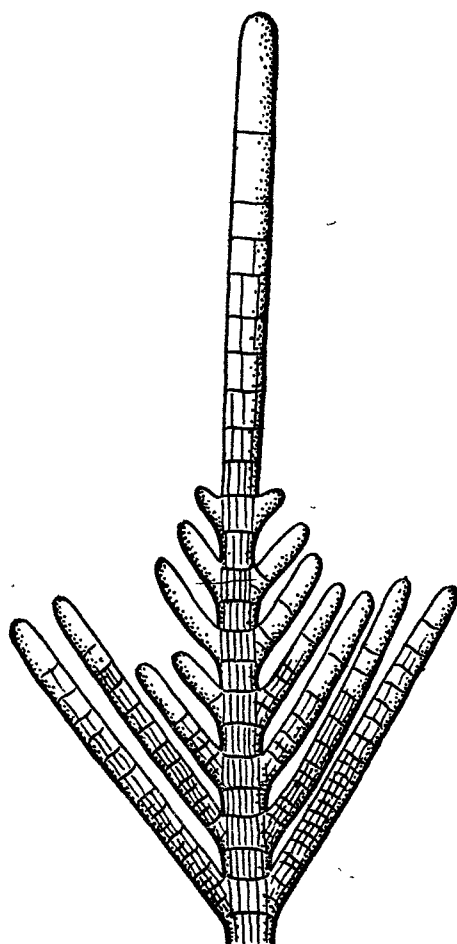


Рис. 156. *Sphacelaria*. Кончик таллома с верхушечными клетками

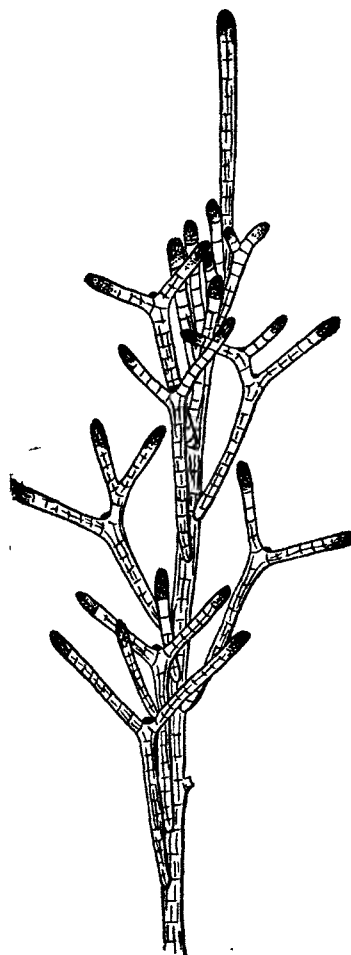


Рис. 157. *Sphacelaria*. Участок таллома с выводковыми почками

лома приобретают паренхиматозное строение. На поперечном разрезе через нижерасположенные части таллома в середине находится группа более крупных, бедных содержимым клеток, которые окружены корой из одного слоя мелких, богатых хроматофорами клеток. Некоторые более крупные клетки коры дают выступ, который отчленяется перегородкой и начинает функционировать в качестве верхушечной клетки боковой ветви. Так происходит ветвление таллома.

Все сказанное относительно размножения и цикла развития эктокарпуса в полной мере приложимо к сфацелярии. Диплоидные бесполое растения некоторых видов сфацелярии на одном и том же индивиду могут образовывать как одногнездные, так и многогнездные (нейтральные) спорангии. При морфологической изогамии сфацелярии ее гаметы различаются по поведению: мужские дольше остаются подвижными, и копуляция происходит только после того, как женские гаметы остановились. Для вегетативного размножения служат особые специализированные веточки — выводковые почки, которые отламываются и прорастают в новые талломы (рис. 157).

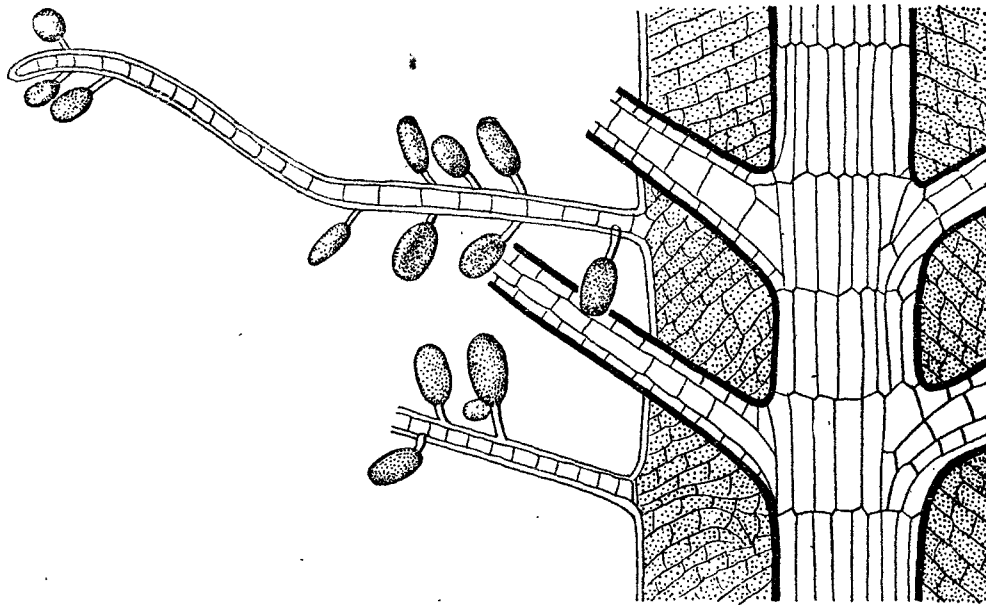


Рис. 158. *Chaetopteris*. Продольный разрез взрослого побега

У рода хетоптерис (*Chaetopteris*, рис. 158), который, как и все сфацеляриевые, характеризуется строго верхушечным ростом, в старых частях вертикальных нитей некоторые клетки первичной коры дают выросты, которые разрастаются в многоклеточные нити, оплетающие плотным и толстым слоем основную ось. Боковые ветви, отходящие от клеток первичной коры, проходят сквозь эту вторичную кору.

Наиболее крупный представитель сфацеляриевых — род кладостефус (*Cladostephus*), часто встречающийся в Черном море и достигающий 20 см в длину. На разветвленных основных осях, увенчанных верхушечными клетками, мутовками располагаются укороченные ветви более простого строения. В длинных осях, как и у хетоптериса, образуется вторичная кора.

Порядок кутлериевые — Cutleriales

Порядок включает только два рода: кутлерия (*Cutleria*) и занардиния (*Zanardinia*).

Кутлерия распространена по всему побережью Европы, занардиния — преимущественно в Средиземном море, а также в Черном. Оба рода обнаруживают чередование поколений: у кутлерии смена генераций гетероморфная, у занардинии — изоморфная.

Гаплоидные гаметофиты кутлерии (*Cutleria multifida*, рис. 159) вертикально стоящие, высотой около 20 см, прикрепленные с помощью ризоидов, отходящих от базальных клеток. Они повторно дихотомически ветвятся, и лентовидные ветви заканчиваются пучками волосков, клетки которых содержат многочисленные хроматофоры. У основания этих волосков располагается интеркалярная меристема. Ее клетки, делась, отчлениют сегменты в двух направлениях: кнаружи, дистально (эти сегменты обуславливают рост в длину волосков) и конутри, про-

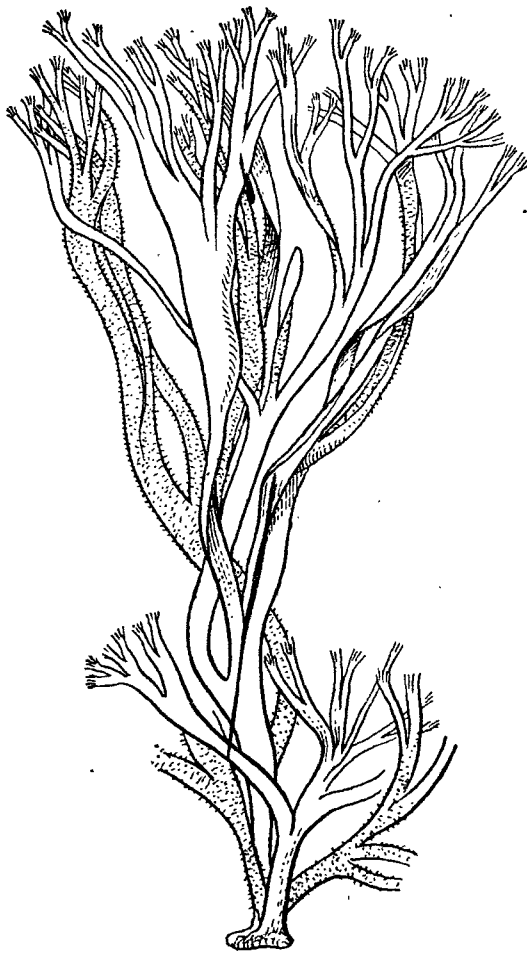


Рис. 159. *Cutleria*. Внешний вид растения

ксимально (эти сегменты способствуют росту собственно таллома). Отчлняющиеся проксимально сегменты плотно соединяются боками и претерпевают как поперечные, так и продольные деления. В результате получается компактный паренхиматозный таллом, в более старых частях дифференцированный на наружную мелкоклеточную кору из клеток, богатых хроматофорами, и внутреннюю крупноклеточную сердцевину. На поверхности уплощенного таллома кутлерии возникают пучки разветвленных нитей, на которых латерально образуются многогнездные спорангии, или гаметангии (рис. 160). У кутлерии анизогамия: гаметангии двух видов и развиваются на разных особях (двудомность): одни (женские) состоят из небольшого числа крупных камер, другие (мужские) образованы гораздо большим числом мелких клеток. В первых развиваются макрогаметы, во вторых — мелкие микрогаметы. Женские гаметы, помимо того, что крупнее мужских, содержат больше хроматофоров и имеют более короткий период подвижности, чем мужские. Оплодотворение обыч-

но происходит после прекращения движения макрогаметы. Макрогаметы кутлерии выделяют очень летучее низкомолекулярное соединение, вызывающее положительный хемотаксис у микрогамет и таким образом участвующее в половой реакции.

Зигота сразу прорастает в корковидный таллом, достигающий размеров человеческой ладони, совсем иного облика, чем описанная кутлерия. Долгое время эти корочки рассматривались как самостоятельный род аглаозония (*Aglaozonia*, рис. 161, Б). Аглаозония — стадия кутлерии — размножается только бесполым путем: на ее поверхности образуются группы — сорусы одногнездных спорангиев, в которых после мейоза формируется от 4 до 32 гаплоидных зооспор (рис. 161, В, Г). Поплавав некоторое время, они вырастают в гаплоидное растение кутлерии с половыми органами. Таким образом, здесь имеет место чередование поколений — полового и бесполого, внешне различающихся. Цитологическое изучение показало, что у кутлерии (половое поколение) ядра при митозах содержат 24 хромосомы, у аглаозонии (спорифит) — 48 хромосом. При развитии в одногнездных спорангиях зооспор первое деление ядра носит редуционный характер и получающиеся

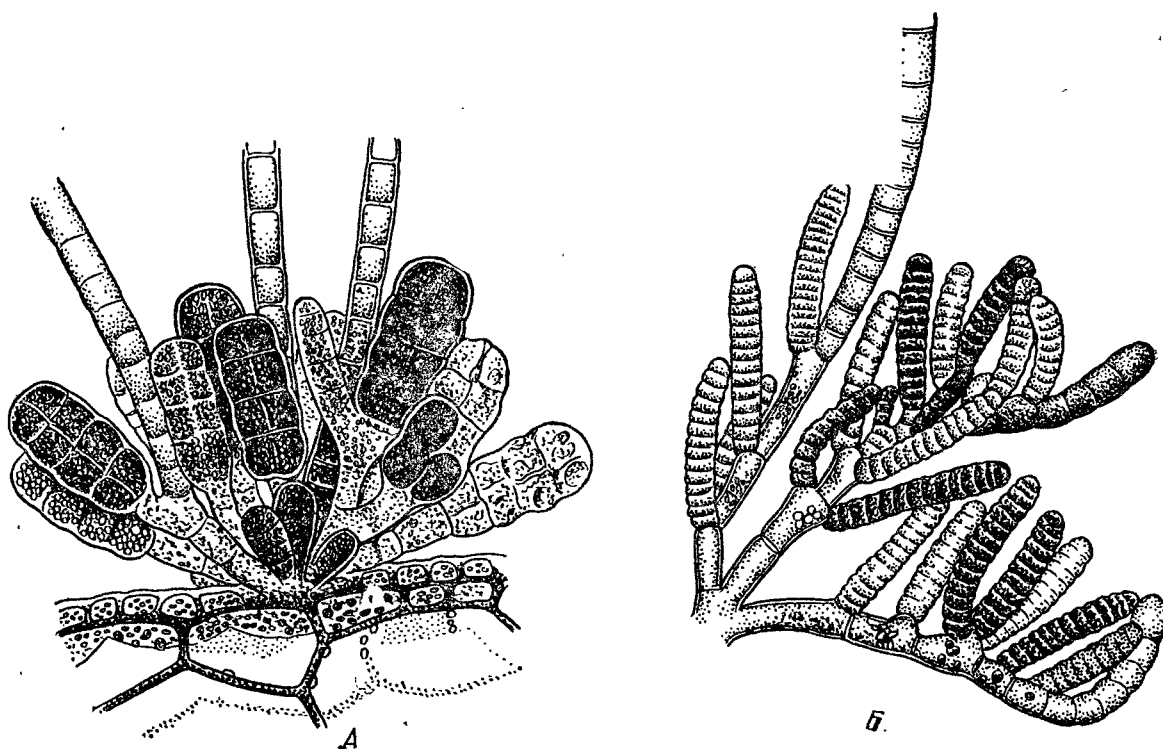


Рис. 160. *Cutleria*. А — женские гаметангии; Б — мужские гаметангии

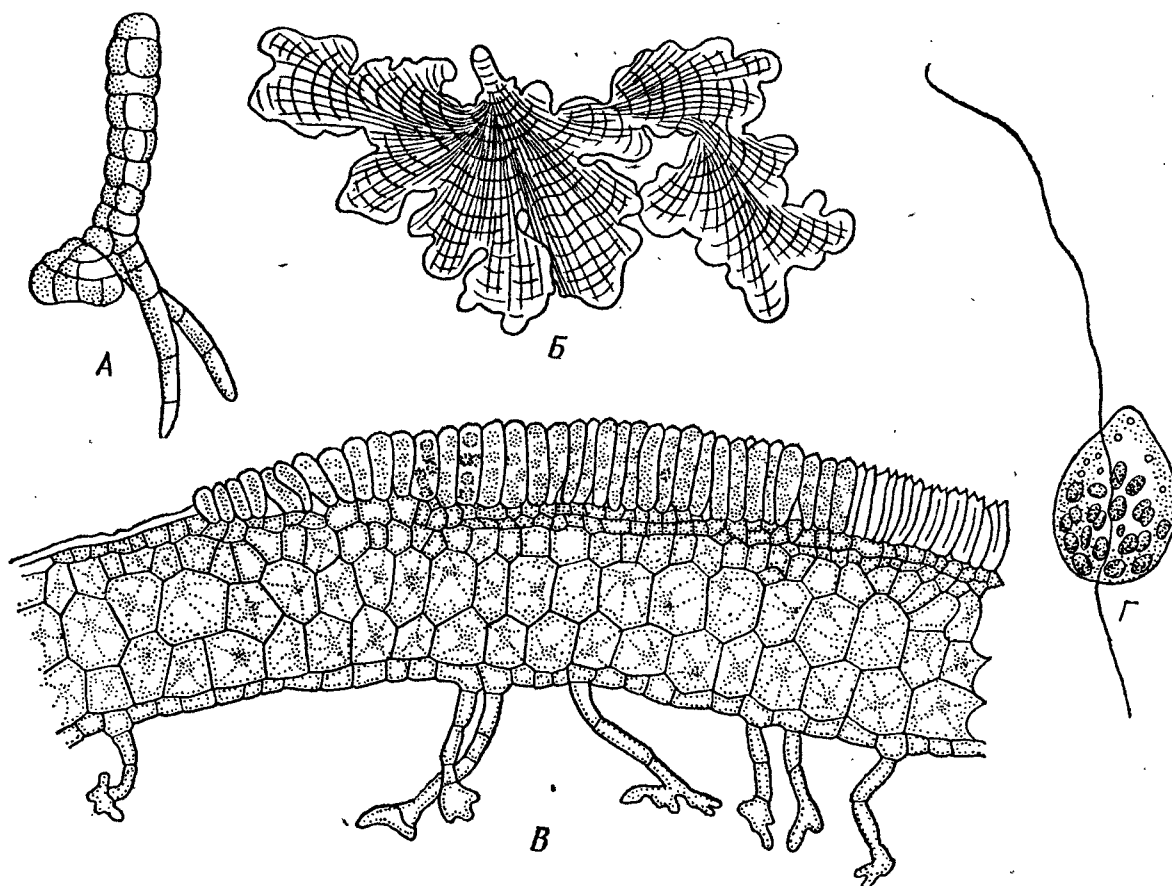
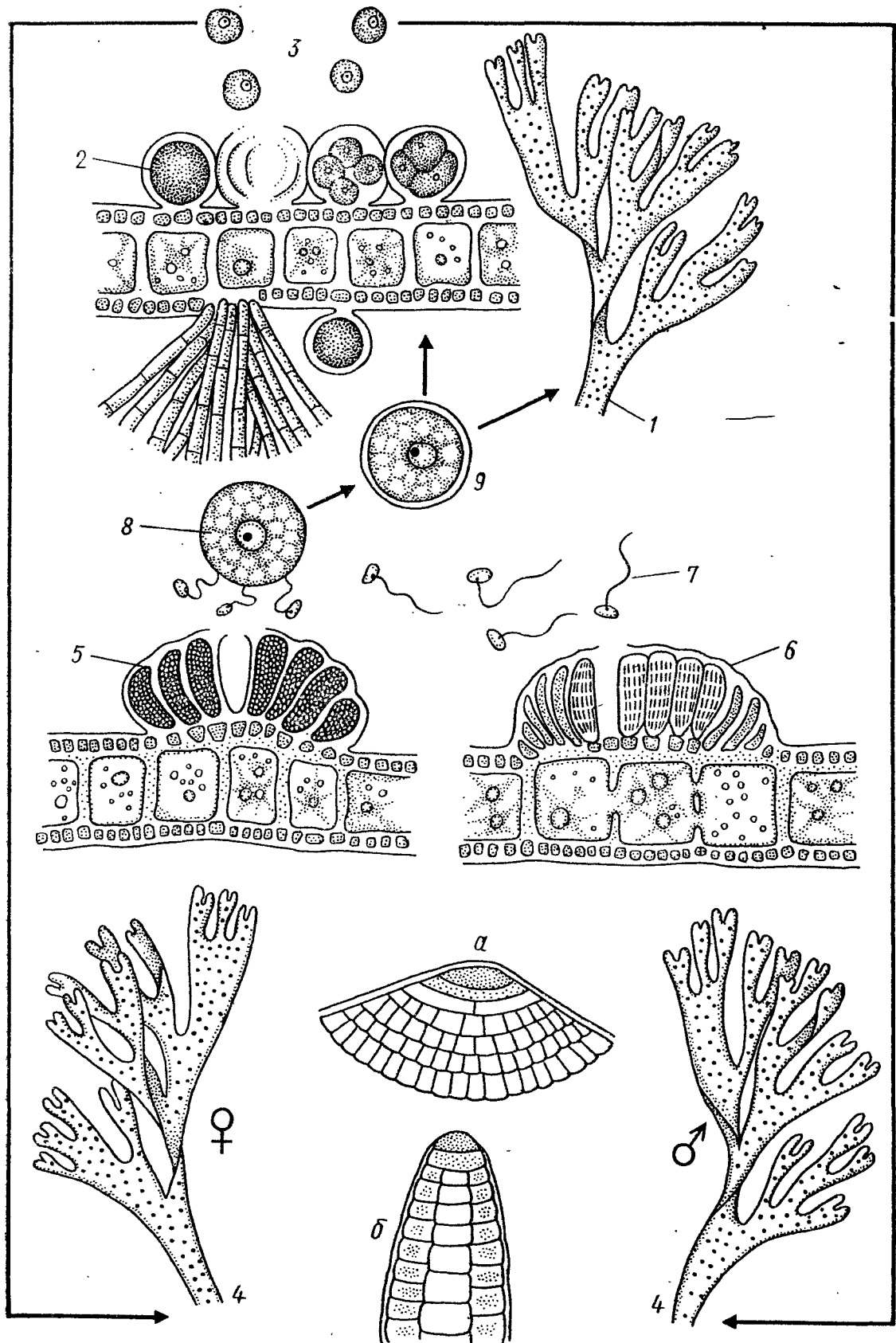


Рис. 161. *Aglaozonia*. А — молодой спорофит; Б — взрослая стадия; В — разрез через коралловидный таллом с зооспорангиями; Г — зооспора



зооспоры содержат в ядрах по 24 хромосомы; прорастая, они дают гаплоидные 24-хромосомные растения кутлерии.

У другого рода — занардиния (*Zanardinia*) — гаметофит и спорофит внешне неотличимы: они имеют форму кожистого диска до 20 см в диаметре, по краю которого располагаются волоски. У основания волосков находится меристема, рост таллома такой же, как и у половой генерации кутлерии. На гаметофите ($n=22$) на одном и том же индивидуе (однодомность) образуются гаметангии (многокамерные спорангии), на спорофите ($n=44$) — одногнездные спорангии.

Поскольку у кутлерии обе генерации различаются морфологически, может возникнуть вопрос, почему этот род относят к классу изогенератных, объединяющему бурые водоросли с изоморфной сменой генераций. По мнению ряда авторов, первоначально у кутлерии наблюдалось чередование одинаковых поколений, имеющих гетеротрихальное строение. В обеих генерациях таллом состоял из распростертой аглаозониеподобной системы и вертикальной кутлериеподобной части. В процессе эволюции половые индивиды утратили распростертую систему, а бесполое — вертикальную. В пользу такого толкования свидетельствует то, что аглаозония (спорофит) в своем онтогенезе обнаруживает явную гетеротрихальность: зигота, прорастая, дает вертикальную нить, клетки которой продольно делятся, образуя так называемую колонку (рис. 161, А). Колонка дальше не развивается, а из ее основания вырастает крупный корковидный таллом аглаозонии. Иногда гаплоидные зооспоры вырастают в индивиды с признаками обеих генераций. Наконец, наблюдались случаи, когда растения кутлерии развивались вегетативно на аглаозонии и таким образом один индивид совмещал обе части гетеротрихального таллома. Такие случаи, по-видимому, воссоздают картину предкового состояния, когда у кутлерии оба поколения были внешне одинаковы — имели гетеротрихальное строение.

Порядок диктиотовые — Dictyotales

Представители порядка характеризуются апикальным ростом и обычно дихотомическим ветвлением в одной плоскости. Бесполое размножение посредством неподвижных апланоспор (тетраспор), половой процесс оогамный, смена генераций изоморфная.

В качестве представителя можно рассмотреть распространенный в Атлантическом океане по берегам Европы род диктиота (*Dictyota*,

Рис. 162. *Dictyota*. Цикл развития: на спорофите (1) развиваются одногнездные спорангии — тетраспорангии (2), в которых после редукционного деления образуются тетраспоры (3). Тетраспоры прорастают в гаплоидные гаметофиты (4) — женские, образующие сорусы оогониев (5), и мужские с сорусами антеридиев (6). Одножгутиковые сперматозоиды (7) оплодотворяют яйцеклетки (8), зигота (9) вырастает в диплоидный спорофит (1). Рост спорофита и гаметофита строго верхушечный: а — верхушка таллома в плане, б — в продольном разрезе

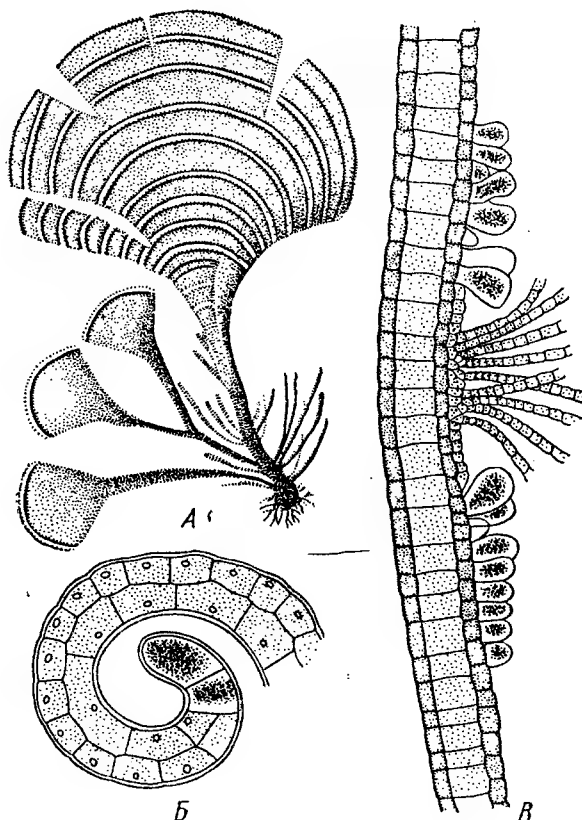


Рис. 163. *Padina pavonia*. А — внешний вид таллома; Б — разрез через край таллома — видна верхушечная клетка; В — разрез таллома с сорусом спорангиев

рис. 162, 1, 4). Таллом лентовидный, дихотомически разветвленный, ветви обычно располагаются в одной плоскости. Таллом развивается из цилиндрического корневища, прикрепленного к субстрату ризоидами. Каждое лентовидное разветвление таллома заканчивается одной верхушечной клеткой, которая делится поперечными перегородками, отделяя сегменты. Сегменты делятся двумя перегородками, параллельными поверхности таллома, образуя внутреннюю первичную сердцевинную клетку и по одной кортикальной клетке с каждой стороны. Эти клетки затем делятся продольными перегородками, перпендикулярными к поверхности, причем в кортикальных клетках делений больше, чем в сердцевинных. Таким образом таллом нарастает в ширину. Зрелый таллом диктиоты состоит только из трех слоев клеток: средний слой из крупных бесцветных или с немногими хроматофорами клеток с обеих сторон

(сверху и снизу) окружен слоем мелких клеток с многочисленными хроматофорами. От клеток коры отходят пучки бесцветных волосков с базальной меристемой, рассеянных по поверхности таллома.

Диктиота — классический пример растения с дихотомическим ветвлением. Дихотомия начинается с того, что апикальная клетка делится вертикальной перегородкой на две дочерние. Последние путем обычных поперечных делений дают пару дивергирующих выступов, которые развиваются в ветви. На спорофитах из поверхностных коровых клеток развиваются только одногнездные спорангии — тетраспорангии, в которых образуется по четыре неподвижные тетраспоры (рис. 162, 2, 3). Тетраспоры прорастают в гаметофиты. Диктиота — двудомное растение: имеются мужские гаметофиты, несущие антеридии в виде многокамерных спорангиев, продуцирующих одножгутиковые сперматозоиды, и женские гаметофиты, на поверхности которых группами (сорусами) развиваются оогонии (рис. 162, 5, 6). После оплодотворения ооспоры сразу прорастают, образуя спорофиты.

К диктиоте очень близок род дилофус (*Dilophus*), широко распространенный в Черном море, у которого имеется не один, а несколько слоев сердцевинных клеток. Рост ветвей дилофуса, как и диктиоты, осуществляется за счет деятельности одной верхушечной клетки. У ряда

других родов из порядка диктиотовых рост таллома, по крайней мере во взрослом состоянии, происходит за счет деятельности многих инициальных клеток. Например, у рода падина (*Padina*), обычного в Черном море, веерообразные плоские талломы (рис. 163) отличаются краевым ростом. Цикл развития падины такой же, как и у диктиоты, с тем различием, что падина однодомна: оогонии и антеридии образуются на одном и том же растении. Падина — редкий пример бурой водоросли, таллом которой инкрустирован карбонатом кальция.

КЛАСС ГЕТЕРОГЕНЕРАТНЫЕ — HETEROGENERATAE

Класс включает несколько порядков, из которых наибольший интерес представляет порядок ламинариевые (*Laminariales*).

Порядок ламинариевые — *Laminariales*

Гаметофиты всех представителей порядка мало различаются между собой и представлены микроскопическими, часто редуцированными до нескольких клеток нитчатыми растеньицами-заростками, которые несут половые органы (рис. 164). На мужских гаметофитах образуются антеридии в виде мелких клеток, развивающих по одному сперматозоиду, на женских — оогонии, в которых формируется по одной яйцеклетке. Последняя выходит из оогония и оплодотворяется вне его, после чего сразу прорастает в спорофит (рис. 164).

Спорофиты разных родов резко различаются и представляют собой самые крупные низшие растения, достигающие в длину 60—100 м, со значительным морфологическим расчленением и сложным анатомическим строением. В большинстве случаев спорофиты ламинариевых расчленяются на листовидную пластинку, «ствол» и ризоиды, с помощью которых все растение прикрепляется к подводным камням и скалам. В месте перехода листовой пластинки в стволик находится интеркалярная меристема, за счет деятельности которой нарастает как листовая пластинка, так и ствол. У многолетних представителей зимует ствол с ризоидами, а листовая пластинка ежегодно отмирает и заменяется новой. В истинной ткани, образующей спорофиты ламинариевых, можно различать мелкоклеточную наружную кору, под которой располагается крупноклеточная внутренняя кора, граничащая изнутри с сердцевинной. Сердцевина образована главным образом рыхлым сплетением нитей (рис. 165, А, Б). В коре многих ламинариевых имеются особые ситовидные трубки с поперечными перегородками, пронизанными многочисленными отверстиями. Они, несомненно, выполняют проводящую функцию.

Представителем порядка может служить род ламинария (*Laminaria*), виды которого широко распространены в северных морях. Таллом спорофита, достигающий нескольких метров в длину, расчле-

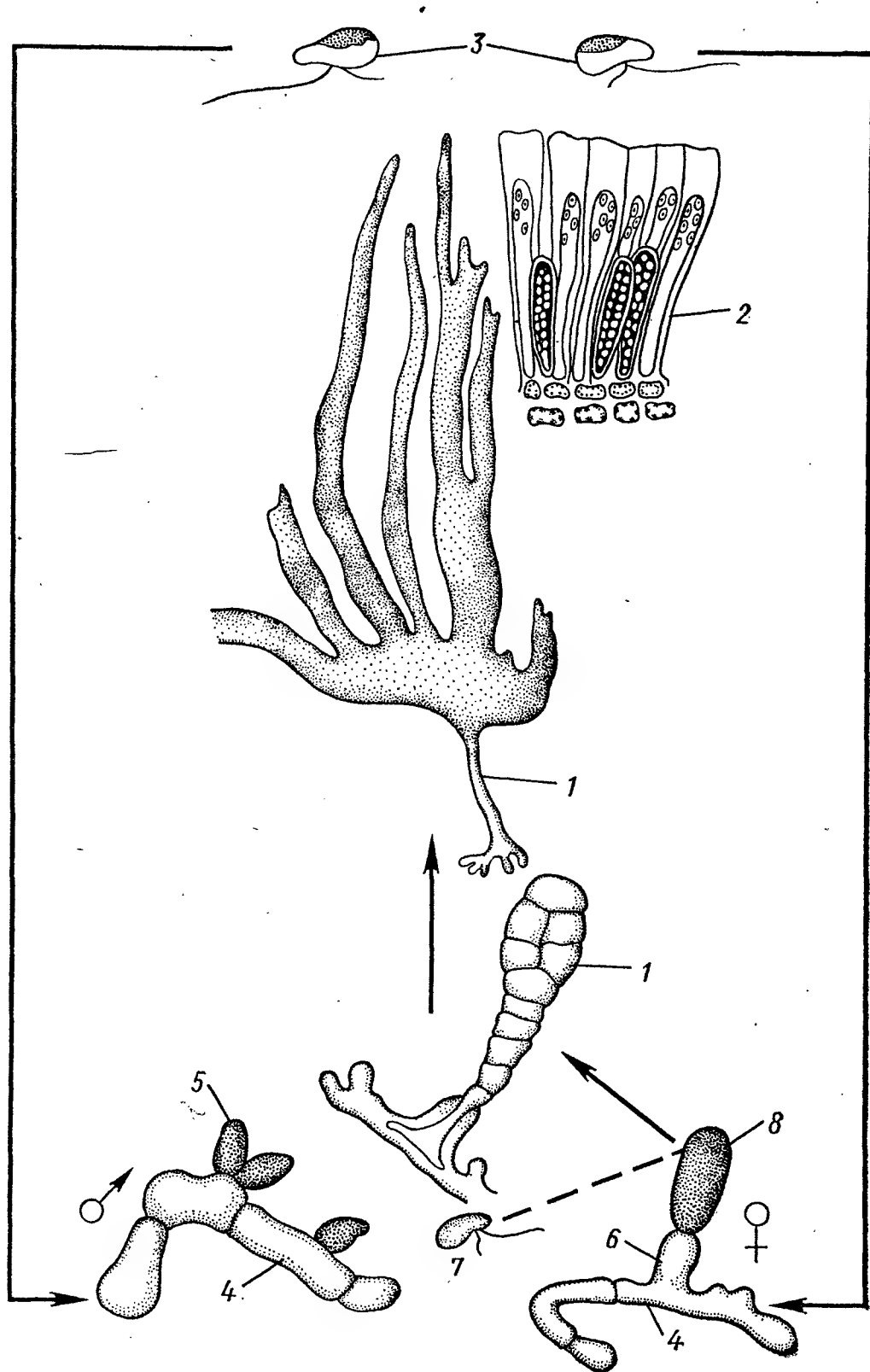


Рис. 165. *Laminaria*. А — продольный разрез черешка; Б — поперечный разрез черешка; В, Г — разрез листовой пластинки с сорусом спорангиев

нен на листовую пластинку, ствол и ризоиды (рис. 164, 1; 166, А). Ствол и ризоиды многолетние, листовая пластинка меняется ежегодно. При размножении на поверхности листовой пластинки из коровых клеток группами (сорусами) образуются одногнездные спорангии, в которых развиваются зооспоры (рис. 164, 2, 3, 165, В, Г). Зооспоры прорастают в микроскопически мелкие заростки (гаметофиты).

Из более крупных представителей порядка можно назвать роды макроцистис (*Macrocystis*) и нереоцистис (*Nereocystis*). Талломы макроцистиса, распространенного в южном полушарии, достигают длины 60 м, имеют длинный тонкий (до 1 см в диаметре) ствол, который в нижней части голый, а в верхней односторонне образует листья, снабженные каждый в основании воздушным пузырем (рис. 166, Б).

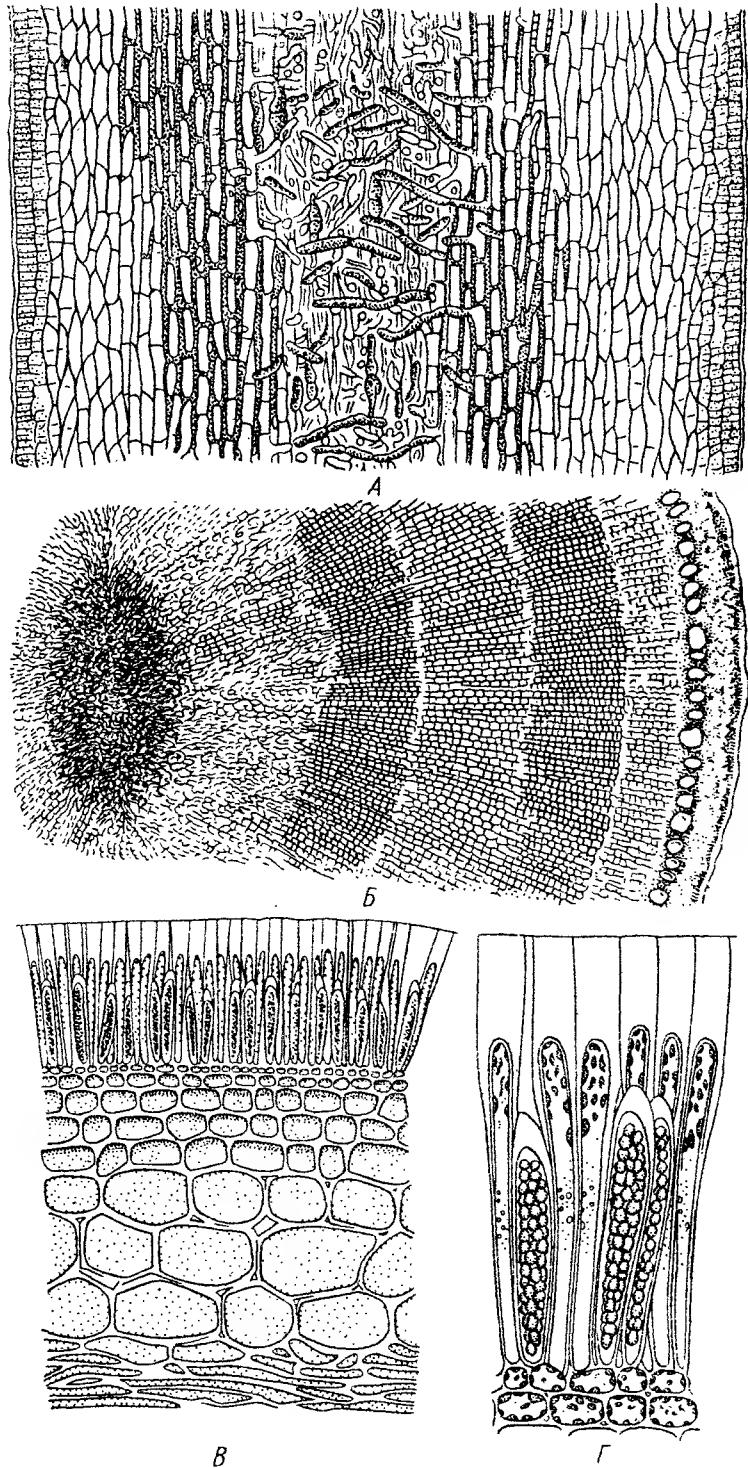


Рис. 164. *Laminaria*. Цикл развития: на спорофите (1) развиваются сорусы зооспорангиев (2), в которых после редукционного деления образуются зооспоры (3). Они прорастают в микроскопические гаметофиты (4) — мужские с антеридиями (5) и женские с оогониями (6). Оплодотворенная сперматозоидом (7) яйцеклетка (8) немедленно прорастает с образованием спорофита (1)

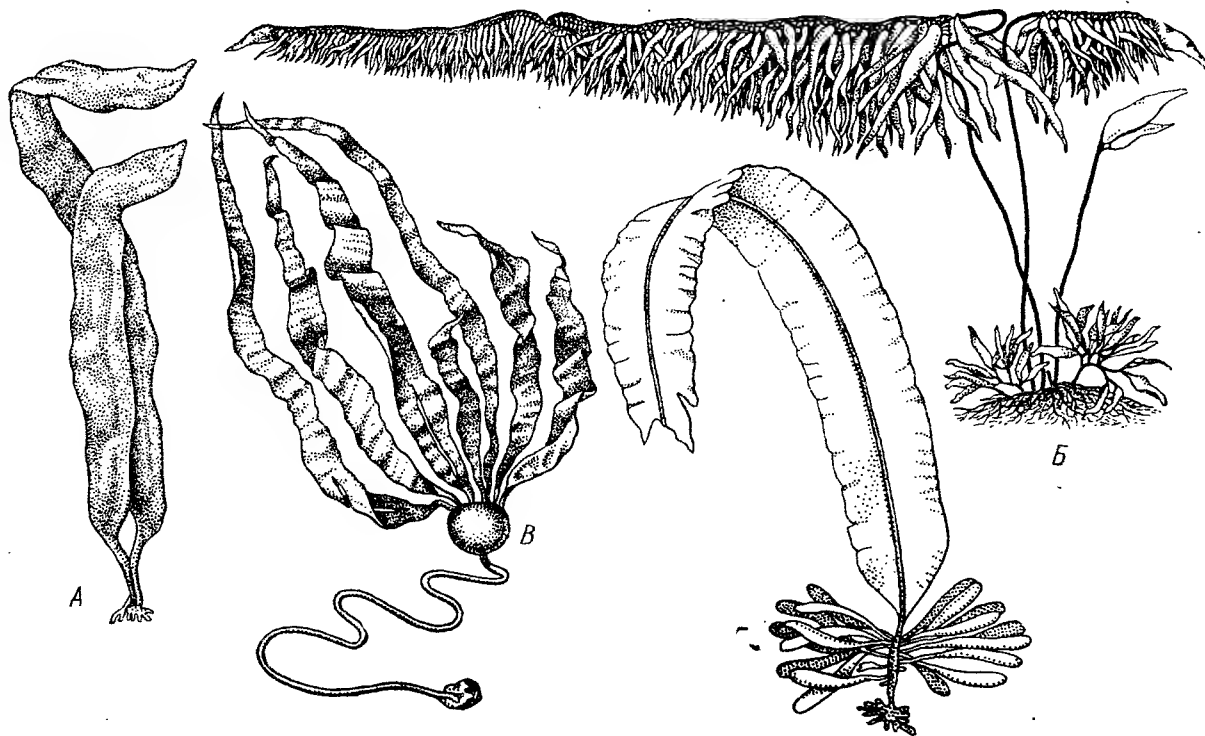


Рис. 166. *Laminariales*. Спорофиты: А — *Laminaria*, Б — *Macrocystis*, В — *Nereocystis*, Г — *Alaria*

У нереоцистиса (рис. 166, В) длинный (до 25 м) сравнительно тонкий первичный ствол на верхушке вздувается в крупный воздушный пузырь, от которого отходят листовые пластинки (до 5 м длины), каждая с коротким вторичным стебельком.

У макроцистиса, нереоцистиса, как и у ламинарии, зооспорангии располагаются в сорусах на листовых пластинках. В отличие от них у рода алария (*Alaria*) сорусы зооспорангиев развиваются на специальных листочках — спорофиллах. Таллом аларии расчленен на ствол с ризоидами и листовую пластинку с хорошо заметной срединной жилкой. От ствола отходят многочисленные спорофиллы (рис. 166, Г).

КЛАСС ЦИКЛОСПОРОВЫЕ — CYCLOSPOREAE

Этот класс представлен одним порядком фукусовые (*Fucales*).

Порядок фукусовые — *Fucales*

Порядок характеризуется вершущечным ростом таллома, отсутствием бесполого размножения и оогамным половым процессом, причем половые органы располагаются в углублениях таллома — концептаку-



Рис. 167. Внешний вид фукусовых. А — *Sargassum*, Б — *Fucus*, В — *Cystoseira*

лах, или скафидиях¹. Не достигая, как правило, таких больших размеров, как представители ламинариевых, фукусовые вполне могут соперничать с ними по степени дифференцировки своего таллома. Наиболее сложное морфологическое расчленение таллома наблюдается у рода саргассум (*Sargassum*), широко распространенного в южном полушарии, особенно в теплых морях (рис. 167, А). Стволик, прикрепленный к субстрату подошвой, моноподиально ветвится и несет уплощенные листовидные образования, шаровидные воздушные пузыри на специальных стебельках и особые разветвленные плодущие веточки —

¹ Слой клеток, выстилающий концептакул и несущий гаметангии (оогонии, антеридии) развивается из одной инициальной клетки, которую некоторые авторы называют проспорой, а развивающийся из нее выстилающий слой концептакула считают гаметофитом.

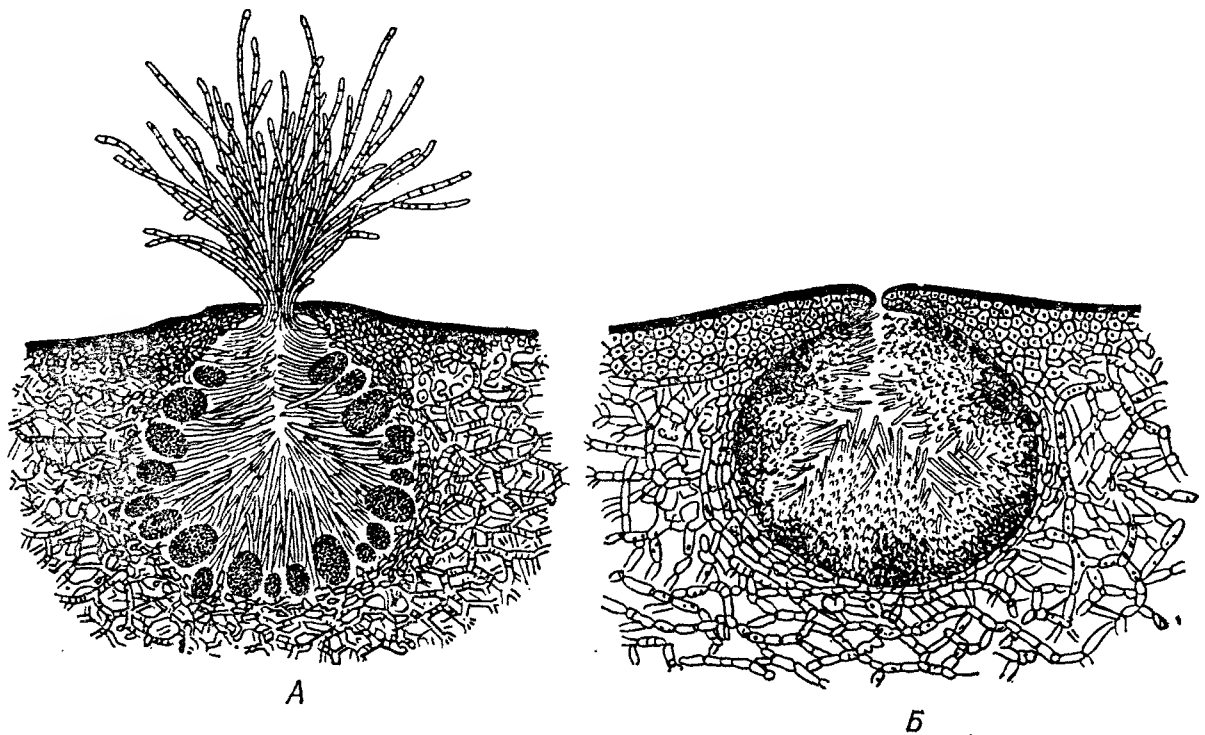


Рис. 168. *Fucus*. А — разрез женского скафидия; Б — разрез мужского скафидия

рецептакулы, на которых располагаются половые органы. Последние погружены в грушевидные углубления — концептакулы (скафидии), сообщаемые с наружной средой через узкое отверстие. В оогонии образуется одна яйцеклетка, а в антеридии — 64 сперматозоида. Формированию половых клеток предшествует редукционное деление ядра. При созревании окруженные слизью половые клетки выходят из отверстия скафидия, и оплодотворение яйцеклетки происходит в окружающей воде. Зигота немедленно прорастает в диплоидный таллом. Как и у всех фукусовых, бесполое размножение у саргассума отсутствует. Имеется вегетативное размножение, приводящее в некоторых участках океана к образованию громадных скоплений талломов саргассума (примером может служить Саргассово море).

В северных морях широко распространен род фукус (*Fucus*) — основной обитатель береговой зоны (рис. 167, Б). Плоский ремневидный, дихотомически разветвленный таллом темно-бурого цвета достигает 1 м длины. Вдоль лопастей таллома с гладкими или зубчатыми краями проходит срединная жилка, в нижней части переходящая в черешок, который прикрепляется к субстрату расширенным основанием. У некоторых видов фукуса по бокам от срединной жилки расположены вздутые, наполненные воздухом, — воздушные пузыри, у других видов они могут отсутствовать. Таллом нарастает благодаря деятельности верхушечных клеток, расположенных на концах плоских разветвлений. При размножении концы таллома вздуваются, принимают более светлую желто-оранжевую окраску и превращаются в рецептакулы, на которых образуются концептакулы — скафидии (рис. 168,

А, Б). В оогонии фукуса формируются восемь яйцеклеток, в антеридиях — 64 сперматозоида. Яйцеклетки фукуса (*F. serratus*), как и женские гаметы эктокарпуса, кутлерии, выделяют летучее вещество, привлекающее сперматозоиды. Это вещество (его формула C_8H_{12}) названо фукосерратеном.

В Черном море распространен род цистозейра (*Cystoseira*) (см. рис. 167, В) с крупным (до нескольких метров) моноподиально разветвленным талломом, прикрепленным к камням подошвой. В нем обычно имеются воздушные пузыри. Веретеновидные рецептакулы несут скафидии.

* * *

Бурые водоросли — естественная группа, по своей морфологии хорошо отличающаяся от остальных отделов водорослей. Однако, как уже говорилось, по ряду признаков (наличию хлорофиллов «а» и «с», отсутствию хлорофилла «b», расположению тилакоидов в хлоропластах — трехтилакоидные ламеллы, по сходным продуктам запаса — ламинарин, хризоламинарин, по строению монадных клеток с гетероконтными и гетероморфными жгутиками) бурые водоросли обнаруживают сходство с золотистыми, желтозелеными, диатомовыми и пирофитовыми водорослями. На этом основании некоторые авторы низводят бурые и другие перечисленные группы водорослей до ранга классов в пределах одного большого отдела Chromophyta. Существование монадных клеток в жизненном цикле бурых водорослей позволяет выводить их, так же как остальные перечисленные группы, из каких-то первичных фотосинтезирующих жгутиконосцев с преобладанием бурых пигментов. Эти жгутиковые эволюционировали несколькими путями, один из которых и привел к возникновению бурых водорослей. Однако у бурых водорослей связь со жгутиковыми более отдаленная, чем у сходных с ними по ряду признаков золотистых, разножгутиковых, диатомовых, пирофитовых, а также у зеленых водорослей, так как прямых переходных форм здесь нет. Среди бурых водорослей не прослеживается последовательное развитие типов организации таллома от монадного к нитчатому и пластинчатому, как это легко наблюдается у зеленых, желтозеленых, золотистых и пирофитовых водорослей. Как уже отмечалось, среди бурых водорослей представлены только высшие ступени морфологической дифференцировки таллома — гетеротрихальная и пластинчатая. Возможно, более простые формы (монадные, коккондные, простые нитчатые) полностью утрачены на протяжении длительной эволюции, которую проделали бурые водоросли — древняя группа, известная уже из отложений силура и девона.

Относительно родственных связей порядков в пределах отдела бурых водорослей и расположения их в системе единого взгляда нет. Согласно одной из схем филогенеза бурых водорослей, построенной с учетом сходства строения таллома на самых ранних стадиях развития, бурые водоросли — группа дифилетическая: одна линия эволюции объединяет (из упомянутых в изложении) сфацеляриевые, диктиотовые и фукусовые, другая — эктокарповые, кутлериевые, ламинариевые. Обе

группы порядков различаются и по способу роста талломов: первая характеризуется верхушечным ростом, вторая — интеркалярным. Килин (H. Kylin), система которого наиболее распространена в настоящее время, от общего предка бурых водорослей выводит три эволюционные линии, которые представлены им как классы изогенератные, гетерогенератные и циклоспоровые; в основу их положены различия в жизненных циклах и морфологическом строении водорослей.

Крупные бурые водоросли находят большое применение в хозяйстве человека. Из них добывают альгин — клеящее вещество, используемое в текстильной, пищевой и ряде других отраслей промышленности. В приморских странах выбросы морских водорослей, богатые калием и азотом, употребляют в качестве удобрения, а также используют на корм скоту. Некоторые, например ламинарии («морская капуста»), съедобны.

ОТДЕЛ ПИРОФИТОВЫЕ ВОДРОСЛИ — PYRRORHYZA

Относящиеся к этому отделу в большинстве своем монадные водоросли, реже амебоидной, коккоидной, пальмеллоидной и нитчатой структуры, очень своеобразны по строению, так как совмещают признаки растений и животных. В их клетках, у многих одетых твердой оболочкой, содержатся хроматофоры, окрашенные преимущественно в бурый, темно-коричневый, красноватый и оливковый цвета, и крахмал в качестве продукта ассимиляции; вместе с тем у некоторых из них имеются щупальца, псевдоподии, стрекательные капсулы и характерный для животных тип питания. Общие для всех признаки — дорзовентральное строение монадных клеток, наличие бороздок на их поверхности и глотки.

В составе отдела два класса: криптофитовые (Cryptophyceae) и динофитовые (Dinophyceae) ¹.

КЛАСС КРИПТОФИТОВЫЕ — CRYPTOPHYCEAE

Это обычные обитатели отстойников, прудов, часто с загрязненной водой, реже водохранилищ и озер.

Представители класса — почти исключительно одноклеточные, монадные формы, реже коккоидного и пальмеллоидного типа, отличающиеся рядом особенностей. Клетка имеет дорзовентральное строение, одета перипластом и несет одну бороздку, идущую или косо от небольшой выемки на переднем как бы срезанном конце клетки, или поперек клетки, иногда по спирали. У некоторых есть глотка. Два лентовидных жгутика, почти равные по длине и строению (оба с мастигонемами, но у

¹ Во многих системах эти два класса рассматриваются как два отдела: Cryptophyta и Dinophyta.

одного они располагаются в два ряда, у другого — в один и более короткие), отходят от переднего конца клетки или сбоку.

Хроматофоры в числе одного-двух или больше. Окраска их разнообразна, так как наряду с хлорофиллами «а» и «с» в них содержатся каротины, ксантофиллы и у некоторых фикобилины (фикоцианин и фикоэритрин), располагающиеся внутри тилакоидов.

Ламеллы хроматофоров в отличие от хроматофоров всех других групп водорослей представляют собой пачки из двух плотно прилегающих тилакоидов, а опоясывающий тилакоид отсутствует. Запасные питательные вещества — крахмал, масло, хризоламиарин. Ядро в клетке одно. Глазок располагается внутри пластид. Имеются стрекательные структуры — эджектосомы. Каждая эджектосома состоит из одной плотно свернутой ленты и заключена в камеру. При раздражении камера открывается, эджектосома раскручивается и через поры выстреливает наружу. Более мелкие эджектосомы расположены в перипласте по всей поверхности клетки, а крупные выстилают глотку.

Размножаются криптомонады делением клеток.

Наиболее широко распространен и богат видами род криптомонас (*Cryptomonas*, рис. 169).

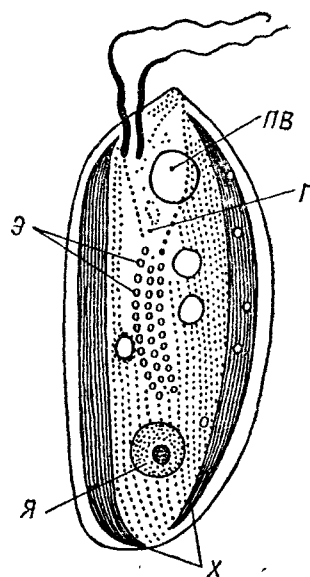


Рис. 169. Строение клетки *Cryptomonas*:

я — ядро, х — хроматофоры, э — эджектосомы, пв — пульсирующие вакуоли, г — глотка

КЛАСС ДИНОФИТОВЫЕ — DINOPHYCEAE

Эти водоросли характеризуются так называемым мезокариотическим типом организации клеток с ядерным аппаратом, еще сохраняющим черты некоторой примитивности. Это выражается в химическом составе хромосом (отсутствие гистонов) и их поведении во время митоза, фазы которого проходят нетипично; в частности, хромосомы, слабо дифференцированные по длине из-за отсутствия центромеров (т. е. вторичных перетяжек), постоянно находятся в конденсированном состоянии и сохраняются в интерфазном ядре. Большинство из них монадные формы, другие достигли более высоких ступеней организации. Принадлежность этих более высокоорганизованных форм к классу Dinophyceae не вызывает никаких сомнений, так как их зооспоры имеют все признаки, типичные для представителей этого класса, подвижных в вегетативном состоянии.

Клетки дорзовентральны, имеют две бороздки: поперечную, охватывающую клетку по кольцу или по спирали, но не смыкающуюся полностью, и продольную, находящуюся на брюшной стороне клетки. Жгутиков два, разных по длине и строению (более длинный с мастигонемами). Изучение с помощью электронного микроскопа показало, что жгутики часто отличаются от жгутиков других водорослей тем, что в них или

появляется дополнительный круг периферических микротрубочек ($9+9+2$), или увеличивается число центральных микротрубочек ($9+3$), или вдоль аксонемы жгутика образуется новая стержнеподобная структура (тяж) с поперечной исчерченностью. По-видимому, это усложнение строения жгутика связано с его более интенсивной работой. Один из жгутиков (гладкий) лежит в продольной бороздке, другой (лентовидный, с мастигонемами) — в поперечной. Клетка одета особым клеточным покровом, называемым текой. Это многокомпонентная система, в состав которой кроме белков входят галактоза, арабиноза и галактуроновая кислота. Основу теки составляют уплощенные пузырьки, окруженные одиночной мембраной, способствующие повышению прочности и вместе с тем гибкости покрова. У некоторых к нижней стороне пузырьков примыкают дополнительные структуры в виде пробок, у других в пузырьках лежат пластинки (по одной в каждом пузырьке). Часто они располагаются в строгом порядке и срастаются краями, образуя прочный панцирь. В месте их срастания появляются швы, а на поверхности пластинок — различные неровности (выросты, шипы и т. п.). В теке имеются поры, сообщающие протопласт клетки с внешней средой (рис. 170, А).

В цитоплазме клетки содержится очень крупное ядро, в котором без особых покрасок различимы хромосомы, придающие ядру гранулированность. Ядро это, необычное по своей величине и внешнему виду, называется динокарионом. Хроматофоры, как уже указывалось, разной формы и окраски, одеты трехслойной оболочкой. Тилакоиды в хроматофоре упакованы по два и по три. Запасные продукты в клетке — крахмал, хризоламинарии, иногда гликоген и некоторые другие.

Только этой группе водорослей присущи так называемые пузулы — области, похожие на вакуоли, соединяющиеся тонкими канальцами с окружающей водой и с системой вакуолей. Они расположены обычно вблизи места отхождения жгутов. Их назначение в клетке еще неясно. У многих имеется стигма, или глазок, очень сложный по строению (рис. 170, Б). Он располагается на переднем конце клетки, вне хроматофора, вблизи от жгутиков. У одних видов он содержит кроме двух рядов глобул, окруженных двухмембранной оболочкой, так называемое пластинчатое тело, состоящее из серии уплощенных сообщающихся между собой мешочков, соединенных с эндоплазматической сетью. У других — расположен там же, окружен кольцом митохондрий и представляет сложную систему, содержащую кроме пигментонесущих глобул еще линзовидное тело и ретиноид.

Для некоторых характерны особые стрекательные структуры — трихоцисты. Они прикрепляются к внутренней мембране панциря, непосредственно под порами, через которые выбрасываются наружу. В каждой трихоцисте имеются головка и рукоятка. Трихоцисты способны скручиваться и раскручиваться, выстреливая через пору длинную поперечно-исчерченную нить.

Размножаются делением в подвижном или неподвижном состоянии (вегетативно), зооспорами и автоспорами. Половое размножение — в виде копуляции изогамет, но лишь у немногих форм.

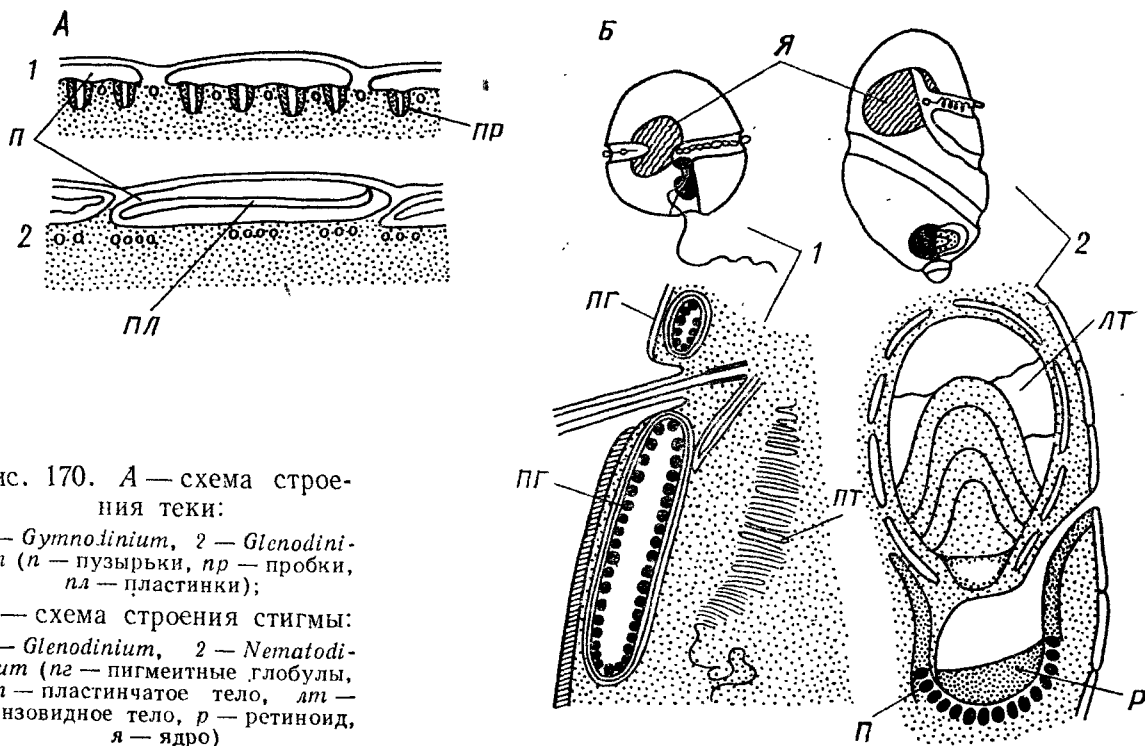


Рис. 170. А — схема строения теки:

1 — *Gymnodinium*, 2 — *Glenodinium* (п — пузырьки, пр — пробки, пл — пластинки);

Б — схема строения стигмы: 1 — *Glenodinium*, 2 — *Nematodinium* (пг — пигментные глобулы, пт — пластинчатое тело, лт — линзовидное тело, р — ретиноид, я — ядро)

При неблагоприятных условиях образуются цисты с толстой целлюлозной стенкой.

В соответствии с уровнем организации таллома различают несколько порядков: перидиниевые (*Peridinales*), динамебидиевые (*Dinamoebidiales*), глеодиниевые (*Gloeodinales*), динококковые (*Dinococcales*), динотриховые (*Dinothrichales*).

Порядок перидиниевые — *Peridinales*

Для перидиниевых характерно наибольшее многообразие видов, обитающих в теплых морях. Вообще же они широко распространены в разнообразных морских и пресных водоемах, а иногда встречаются как симбионты растений (зооксантеллы) и даже как паразиты ракообразных и червей. Нередко они развиваются в таких количествах, что окрашивают воду в желтый или красный цвет. В холодных морях, богатых планктоном, иногда в 1 л воды насчитывается до 200 000 перидиней.

Некоторым морским формам свойственно свечение, особенно под действием раздражителей.

В морском планктоне, реже в пресных водах, обитают виды рода гимнодиниум (*Gymnodinium*). Для них характерно отсутствие клеточной стенки и панциря (они одеты перипластом) и коричневая окраска многочисленных мелких хроматофоров. Очень хорошо выраженная поперечная бороздка проходит в экваториальной плоскости клетки. В ней помещается один из жгутиков (уплощенный и извитой), не выходящий за ее пределы, а другой лежит в продольной бороздке, и длинный конец его свисает свободно (рис. 171, А).

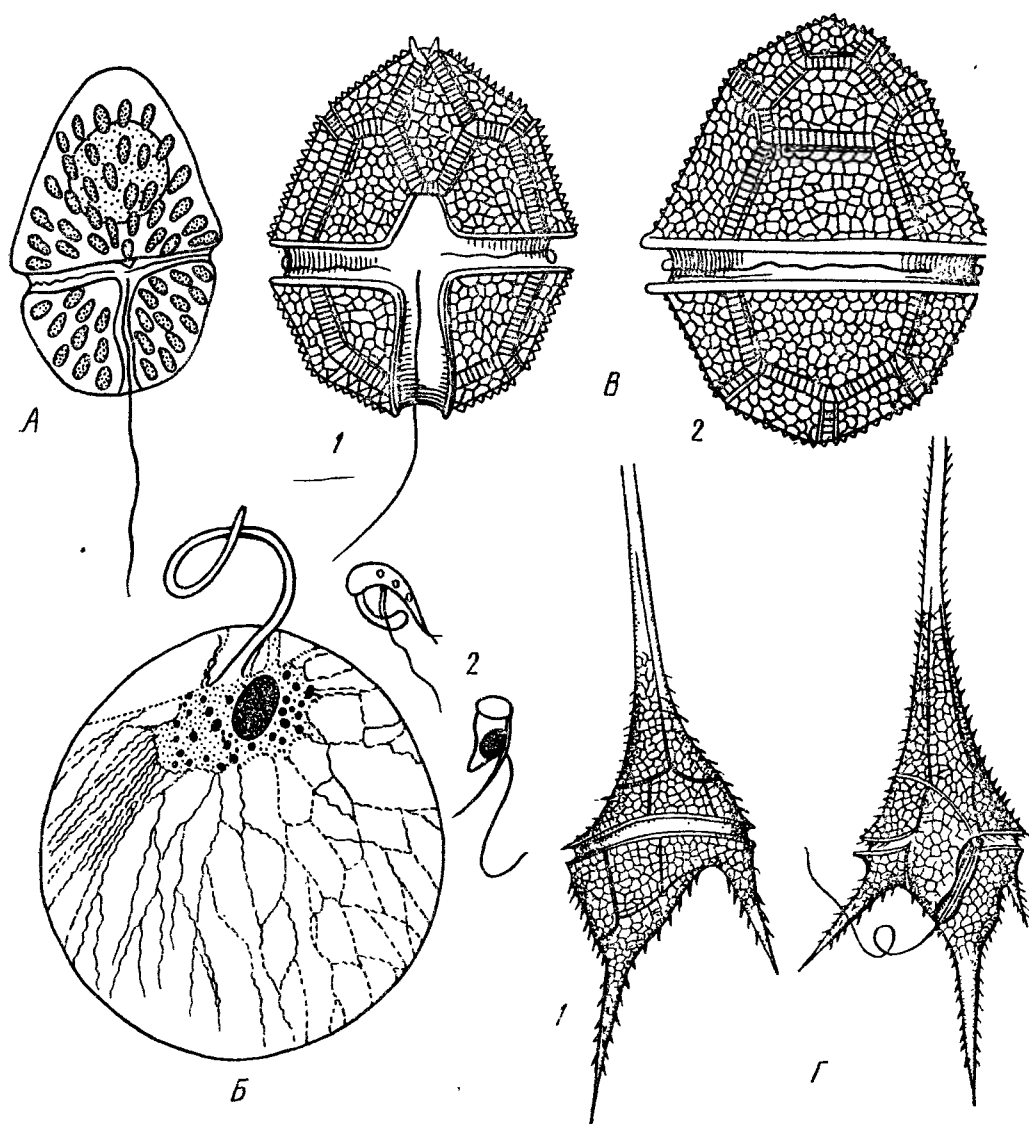


Рис. 171. А — *Gymnodinium*; Б — *Noctiluca*;
 1 — вегетативная клетка, 2 — зооспоры;
 Б — *Peridinium*:
 1 — вид с брюшной стороны, 2 — вид со спинной стороны;
 Г — *Ceratium*:
 1 — вид со спинной стороны, 2 — вид с брюшной стороны

Отсутствие клеточной стенки характерно и для ночесветки (*Noctiluca miliaris*), обитающей главным образом в теплых морях. Ее очень крупные, достигающие 2 мм в диаметре бесцветные клетки совсем не похожи на других перидиней. У них отсутствуют бороздки и имеется один очень короткий жгутик, а возле него от клетки отходит длинный хвостобразный поперечно-полосатый отросток. Цитоплазма ночесветки содержит тельца сложного строения, обуславливающие свечение клетки. При массовом развитии ночесветки, заметны ночью простым глазом в виде ярко светящихся точек, а вода в море при этом сильно фосфоресцирует (свет бывает серебристо-белый или слегка голубоватый и

усиливается от механического раздражения и аэрации, например при работе веслами).

Ночесветка размножается делением или зооспорами, отпочковывающимися от ее тела. Зооспоры похожи на гимнодиниум и имеют хорошо выраженную поперечную бороздку и жгутики (рис. 171, Б).

В морских и пресных водах особенно часто встречаются виды родов перидиниум (*Peridinium*) и церациум (*Ceratium*). Клетки представителей этих родов имеют ясно выраженное дорзовентральное строение. Со спинной стороны они выпуклые, с брюшной — вдавленные. У видов рода перидиниум с брюшной и спинной сторон клетки овальных или округлых очертаний, а сбоку почковидные или бобовидные. Они одеты мощным панцирем, состоящим из щитков, снабженных у некоторых сосочками, порами, шипиками и т. п. На поверхности панциря отчетливо выражены поперечная и продольная бороздки. Первая опоясывает спинную выпуклую сторону клетки, а концы ее смыкаются или не смыкаются на брюшной вогнутой стороне. Она выстлана щитками, составляющими так называемый пояс, и делит клетку на две почти равные части: верхнюю, или апикальную, одетую передней створкой панциря — эпивальвой, и нижнюю — антапикальную, одетую задней створкой — гиповальвой. Продольная бороздка, перпендикулярная к поперечной, в основном проходит по брюшной стороне нижней половины клетки, лишь отчасти переходя на верхнюю половину. Обе бороздки сходятся на крупном щитке панциря на брюшной стороне, который занимает и верхнюю и нижнюю части клетки. Он называется брюшным щитком или замковым аппаратом. На этом щитке есть отверстия, из которых выходят оба жгутика. Поперечный лентовидный уплощенный жгутик скрыт в поперечной бороздке, а нитевидный продольный жгутик располагается в продольной бороздке, отчасти выступая из нее за пределы нижнего конца клетки. Форма, количество и расположение щитков, из которых сложены эпивальва и гиповальва, — важные систематические признаки. Щитки соединены между собой узкими или широкими, часто поперечно-исчерченными швами, за счет расширения которых растет панцирь (рис. 171, В).

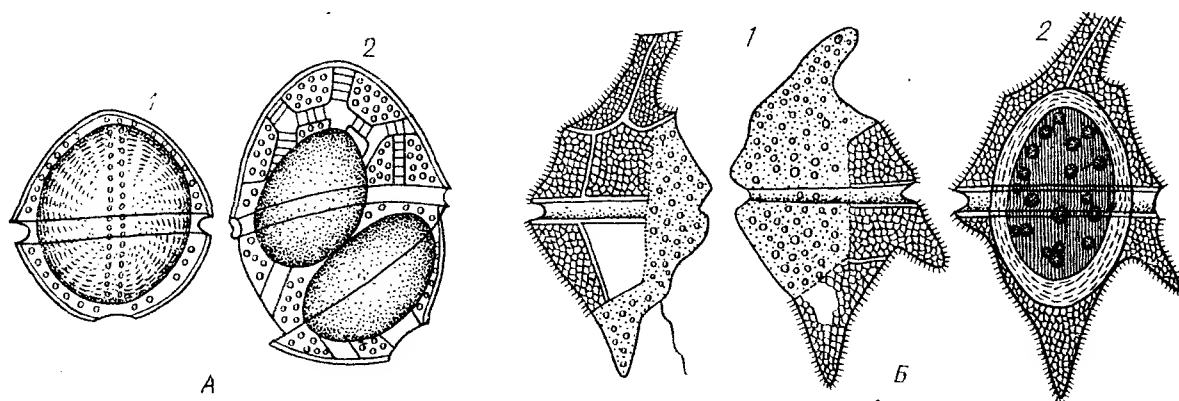


Рис. 172. Размножение. А — *Peridinium tabulatum*:

1 — стягивание протопласта клетки, 2 — прорастание его двумя голыми клетками;

Б — *Ceratium*:

1 — две дочерние клетки, одетые каждая половиной панциря, 2 — циста

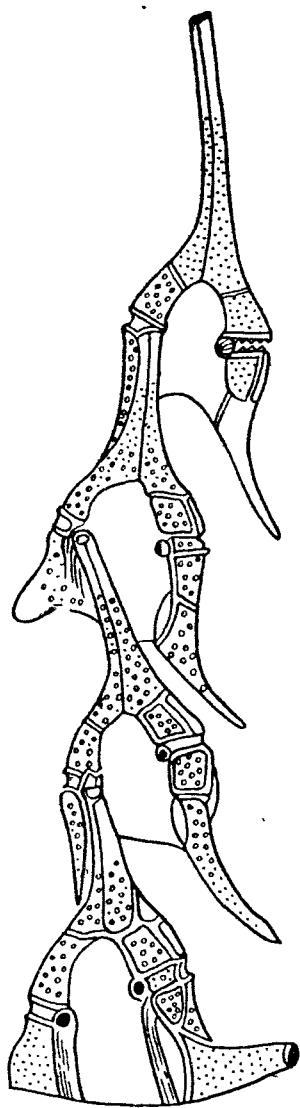


Рис. 173. Сосединение особей *Ceratium* в почке

В протопласте содержатся многочисленные хромотофоры бурого цвета, крупное ядро, иногда глазок. Запасные вещества — крахмал и масло.

Морские виды часто снабжены сложной системой пузыл.

Размножение происходит делением клетки на две. Делящаяся особь теряет подвижность. У некоторых видов протопласт внутри панциря разделяется на две равные части. В панцире возникает отверстие, через которое выступает пузырь, одетый тонкой оболочкой. В него и переходят обе образовавшиеся клетки, вырабатывающие затем жгутики и освобождающиеся из пузыря. Вначале они похожи на клетки гимнодиниума, а затем каждая одевается новым панцирем. В других случаях делению предшествует стягивание протопласта и окружение его внутри клетки толстой целлюлозной стенкой, которая затем разрушается (без стадии покоя) и из нее также выходят две голые клетки (рис. 172, А).

Клетки видов рода *церациум* (*Ceratium*) сильно вытянуты в продольном направлении. Верхняя — апикальная половина продолжается в длинный отросток или рог, а нижняя — антапикальная имеет два или три роговидных придатка (см. рис. 171, Г).

Для пресноводных видов, например *C. hirundinella*, установлено сезонное изменение длины этих выростов: весной и осенью развиваются формы со сравнительно короткими выростами, а летом — формы со значительно более длинными (явление так называемого цикломорфоза). Это объясняется тем, что с повышением температуры уменьшается вязкость воды и более длинные отростки, создающие большее трение о воду, задерживают опускание клетки в толщу воды.

Поперечная бороздка у видов *церациум* окружает всю клетку в самом широком месте, продольная бороздка, также широкая, начинается от поперечной на брюшной стороне и идет косо вниз. Как и у видов рода *перидиниум*, имеются два жгутика: поперечный и продольный. Протопласт имеет такие же органеллы и одет толстым панцирем, состоящим из щитков. Эпивальва панциря продолжена на апикальный рог, а гиповальва — с двумя-тремя рогами, большей частью неодинаковой длины. В отличие от видов рода *перидиниум* щитки панциря соединяются плотно, не образуя широких швов.

Размножение происходит в подвижном состоянии путем деления всей клетки в косом направлении. Одна из новых особей получает большую часть верхней половины материнской клетки и некоторую часть нижней, другая — большую часть нижней и небольшую часть верхней. Недостающие части достраиваются и покрываются панцирем.

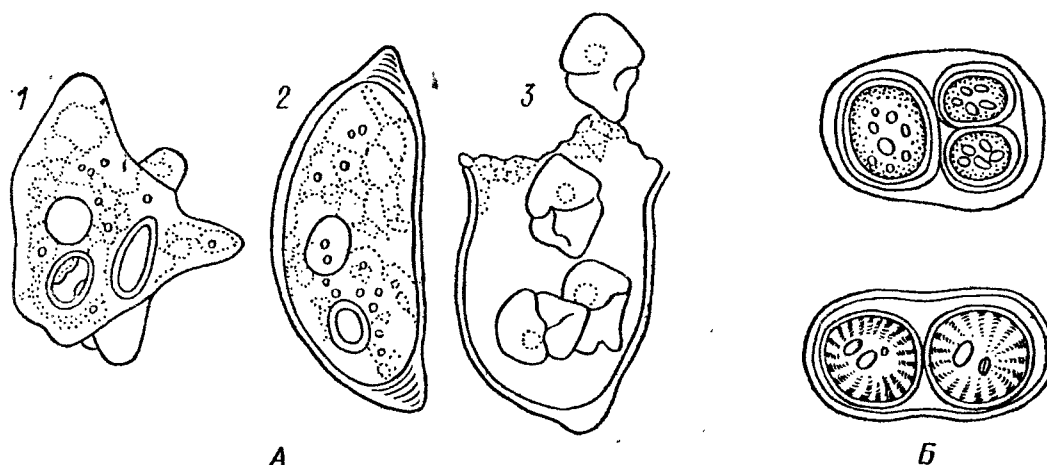


Рис. 174. А — *Dinamoebidium varians*:
1 — стадия амебы, 2 — циста, 3 — прорастание цисты и образование зооспор;
Б — *Gloeodinium montanum*

В конце вегетационного периода образуются цисты, которые перезимовывают на дне в иле или тине (рис. 172, Б).

Некоторые морские виды соединяются в цепочки (рис. 173).

У *S. cornutum* установлен анизогамный половой процесс.

Порядок динамевидиевые — Dinamoebidiales

Этот небольшой порядок имеет существенное филогенетическое значение, так как он указывает на возможные родственные связи между динофлагеллятами и корненожками (Rhizopoda).

Единственный описанный в настоящее время представитель порядка — род динамевидиум (*Dinamoebidium varians*), развивающийся в аквариумах с морской водой, имеет вид типичной амебы и питается одноклеточными водорослями и простейшими животными. Размножается зооспорами, похожими на гимнодиниум (рис. 174, А). В неблагоприятных условиях образует цисты.

Порядок глеодиниевые — Gloeodinales

Объединяет формы с пальмеллоидной организацией. Клетки его единственного представителя — *Gloeodinium montanum*, встречающегося в озерах и сфагновых болотах, лежат в мощной слизистой обертке и каждая, помимо того, имеет свою собственную оболочку (рис. 174, Б). Размножаясь в пределах слизи простым делением, они могут образовывать крупные скопления. Кроме того, водоросль образует зооспоры, имеющие бороздки.

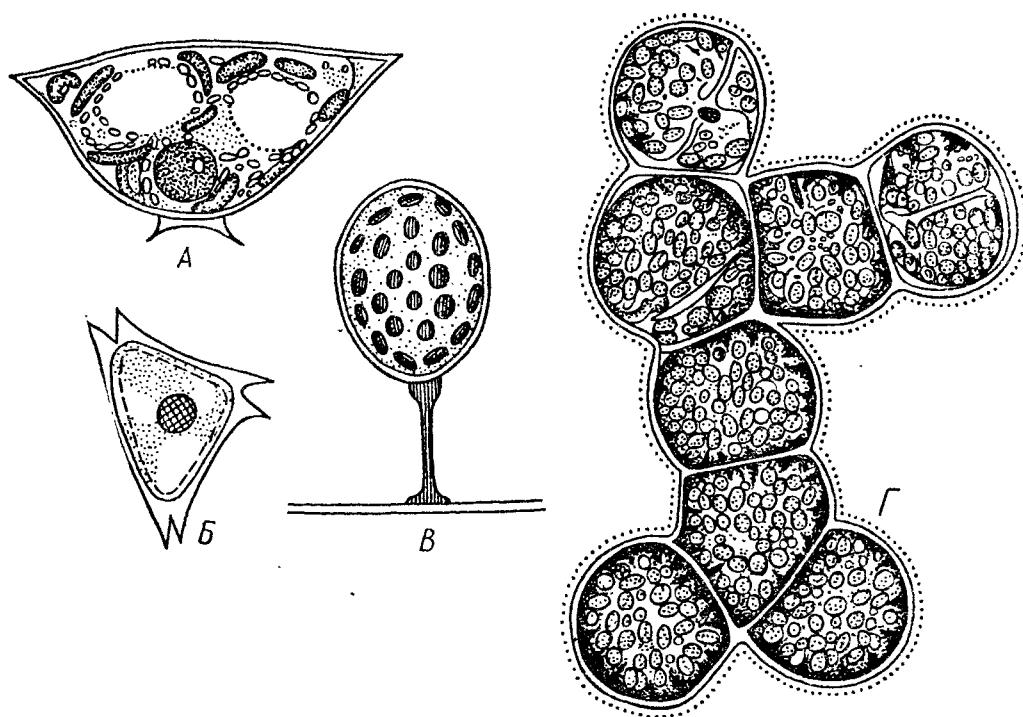


Рис. 175. А — *Dinococcus*; Б — *Tetradinium*; В — *Stylodinium*; Г — *Dinothrix paradoxa*

Порядок динококковые — Dinococcales

Представители порядка живут в планктоне пресных вод и морей или прикрепленно на других водорослях. В вегетативном состоянии неподвижны, а в остальном имеют все признаки, характерные для отдела. При размножении формируются зооспоры, сходные по строению с клетками гимнодиниума. У некоторых образуются автоспоры.

Наиболее распространены виды родов динококкус (*Dinococcus*), тетрадиниум (*Tetradinium*), стилодиниум (*Stylodinium*) (рис. 175, А, Б, В). Виды рода симбиодиниум (*Symbiodinium*) живут как симбионты в медузе касσιοпея (зооксантеллы).

Порядок динотриховые — Dinotrichales

Порядок объединяет нитчатые формы. В морских аквариумах развивается представитель рода динотрикс (*Dinotrix paradoxa*), образующий короткие слабоветвящиеся нити из округлых клеток с типичным для отдела протопластом. При размножении из отверстий в оболочке клеток выходят зооспоры, похожие на клетки гимнодиниума (рис. 175, Г).

* * *

Помимо указанных порядков имеется группа форм, паразитирующих на поверхности или внутри тела различных морских животных (видов ракообразных, кольчатых червей, оболочников и др.) и диатомо-

вых водорослей. Паразитический образ жизни привел к значительному упрощению строения динофитовых, что не позволяет отнести их к какому-либо из имеющихся порядков, поэтому они и представляют, по всей вероятности, гетерогенную группу. Однако родство их с вышеописанными формами не вызывает сомнений, поскольку зооспоры, образующиеся в их клетках при размножении, имеют типичное строение.

Пирофитовые водоросли играют большую роль в круговороте кислорода, углерода, фосфора, азота, в синтезе органических веществ, в питании личинок и мальков рыб.

Чувствительность перидиней к значениям pH, к степени минерализации среды позволяет использовать их как биоиндикаторы при типологии водоемов. Например, *Gymnodinium fuscum* приурочен исключительно к кислым водам с низким значением pH; многие другие представители показывают такую же приуроченность к водам определенного состава и свойств.

Некоторые из этих водорослей имеют отрицательное значение. Так, одна из морских динофлагеллят — *Goniaulax catenella*, которая при массовом развитии окрашивает в красноватый цвет воду вдоль побережья и в лагунах, попадает в тело моллюсков, потребляемых в пищу, и оказывается смертельно ядовитой. В Португалии съедобные моллюски также становились ядовитыми от обилия в планктоне другого вида — *Prorocentrum micans*. Описаны случаи гибели рыб, крабов, червей и других животных у побережья Флориды при цветении *Gymnodinium brevis*, а в Японии — при массовом развитии *Goniaulax polygamma*.

Ископаемые остатки перидиней известны из юрского и мелового периодов мезозойской эры.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ — EUGLENOPHYTA

В настоящее время известно около 1000 видов эвгленовых водорослей. Большинство имеет монадную организацию, немногие — амебовидную и коккоидную. Они принадлежат к тем окрашенным подвижным организмам, которые не обнаруживают никаких связей с известными группами водорослей. Их строение, физиологические и биохимические особенности настолько отклоняются от аналогичных особенностей, свойственных другим формам, что вызывают необходимость ставить их особняком в общей системе водорослей. Возможно, что они представляют собой остатки каких-то вымерших организмов, которые не достигли более высоких ступеней организации.

Эвгленовые чаще встречаются в пресных водах, предпочитая мелкие водоемы, богатые органическими веществами. Иногда они образуют на поверхности такого водоема пленку, в которой они представлены неподвижными клетками. Немногие паразитируют, поселяясь в кишечнике коловраток и других мелких животных, а также лягушек и на жабрах рыб.

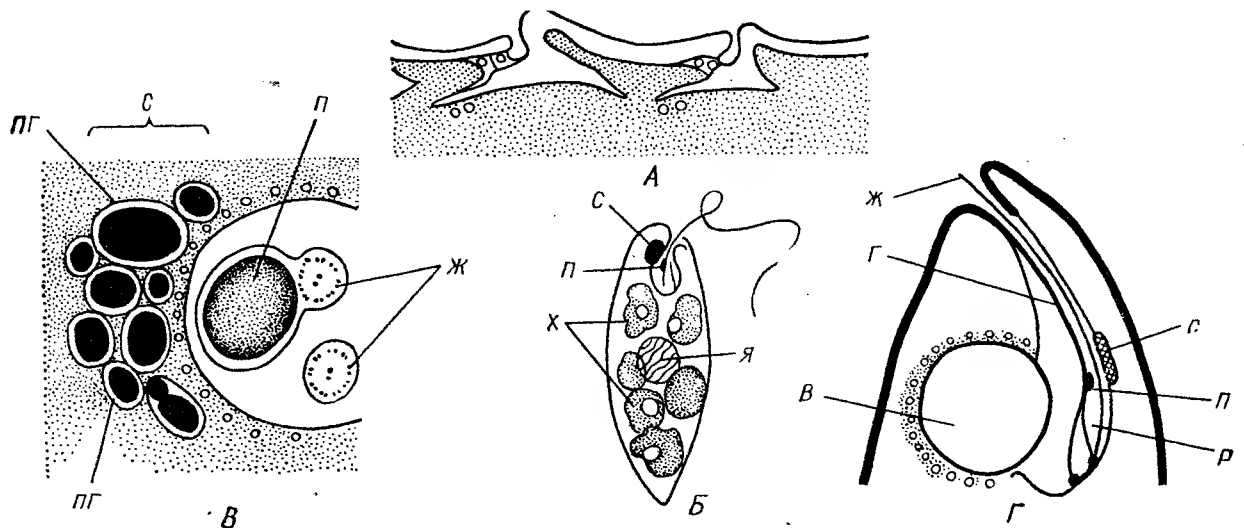


Рис. 176. А — строение пелликулы эвглены по данным электронной микроскопии (продольное сечение);

Б — схема строения клетки эвглены:

я — ядро, х — хроматофоры, с — стигма, п — парабазальное тело;

В — строение стигмы (с) у эвглены:

пг — пигментные глобулы, п — парабазальное тело, ж — жгутики (в сечении);

Г — схема строения переднего конца клетки эвгленовых водорослей:

р — резервуар, г — глотка, с — стигма, ж — жгутик, п — парабазальное тело, в — вакуоль

Тело у большинства вытянутое в продольном направлении и метаболирующее, покрыто пелликулой. У некоторых в поверхностном слое пелликулы содержатся стрекательные структуры, напоминающие трихоцисты динофлагеллят. Пелликула, представляющая собой плотный эластичный белковый слой протопласта, располагается под плазмалеммой. Она состоит из многочисленных тесно расположенных и подвижно соединенных друг с другом полос или штрихов, начинающихся от глотки, по спирали обвивающих всю клетку и анастомозирующих на концах клетки. Между штрихами располагаются продольные бороздки, а в середине каждой полосы имеется утолщение, или гребень, за счет которого поверхность клетки становится ребристой. Под полосами лежат небольшие слизистые тельца, выделяющие слизь в бороздки и через поры пелликулы (рис. 176, А).

Такое строение дает возможность совершать своеобразные ползающие движения, свойственные многим представителям этого отдела. Реже покровы тела относительно толстые, твердые и снабжены мощными «ребрами», между которыми четковидными рядами расположены выпуклости, или бородавочки. У некоторых представителей протопласт снаружи клетки образует домик коричневого цвета с отверстием, из которого выступает жгутик. Цвет домика обусловлен отложениями на нем железа и марганца.

На переднем конце тела находится бутылковидное углубление — резервуар, или ампула, расширяющееся книзу, а кверху переходящее в более или менее прямую трубку, которая открывается наружу (глоточный канал, или воронка). В резервуар изливается содержимое пуль-

сирующих вакуолей и через глотку выводится наружу. От основания резервуара отходят два жгутика, реже несколько. Иногда второй жгутик так мал, что не выходит за пределы резервуара или даже совсем редуцирован, но в основании резервуара имеется и в этом случае два базальных тела. В основании одного из жгутиков (длинного) лежит парабазальное тело (рис. 176, Б, Г). На спинной стороне резервуара расположен глазок, или стигма, сложного строения. Стигма в отличие от подобных структур большинства других водорослей помещается вне хроматофора, вблизи от жгутика с парабазальным телом. В состав стигмы входит до нескольких десятков различных по величине глобул, расположенных рядами по три — пять в каждом и отделенных друг от друга тонкой мембраной (рис. 176, В).

Ядро в клетке одно, округлое или удлинненное, с одним или несколькими ядрышками. Его деление (митоз) носит довольно примитивный характер и отличается от типичного ядерного деления тем, что в течение всего процесса сохраняется ядерная оболочка, ядрышко не растворяется, а делится перетяжкой, веретено и центриоли отсутствуют, хромосомы все время находятся в конденсированном состоянии (не собираются в экваториальную пластинку и расходятся в анафазе параллельно оси деления). Однако в отличие от представителей *Dinophyta* в хромосомах эвгленовых имеются гистоны.

Хроматофоры зеленого цвета, содержат хлорофиллы «а» и «b», α -, β -каротины и ксантофиллы и имеют разную величину и форму (звездчатую, пластинчатую, зернистую, лентообразную). У некоторых есть пиреноид.

Фотосинтетические ламеллы состоят обычно из трех, редко большего количества тилакоидов, тесно прижатых друг к другу в виде гран, на периферии хроматофора располагается один опоясывающий тилакоид, т. е. структура тилакоидов соответствует описанной у *Dinophyta*.

Характерный продукт ассимиляции — углевод парамилон — представляет собой производное глюкозы и образуется в виде зерен или палочек всегда в цитоплазме, а не в хроматофорах. По составу парамилон близок к ламинарину и хризоламинарину. Форма, в которой он отлагается в клетке, и местоположение его имеют таксономическое значение. У некоторых бесцветных форм вместо парамилона в качестве запасного продукта отлагаются липиды.

Из других органелл и включений можно указать митохондрии и волютин.

Эвгленовые размножаются продольным делением клетки или в подвижном состоянии, или в неподвижном. В последнем случае перед делением клетка увеличивается в размерах, сбрасывает жгутики, округляется и одевается слизью (иногда довольно толстым слоем). После окончания деления вновь образовавшиеся клетки вырабатывают жгутики и выходят из слизи. Процесс деления всегда начинается с перешнуровывания полюса, несущего жгутики. Этому предшествует деление ядра, удвоение жгутикового аппарата и стигмы. Постепенно клетка раскалывается надвое, следуя направлению штрихов на поверхности. Отделение дочерних клеток друг от друга сопровождается их вращением

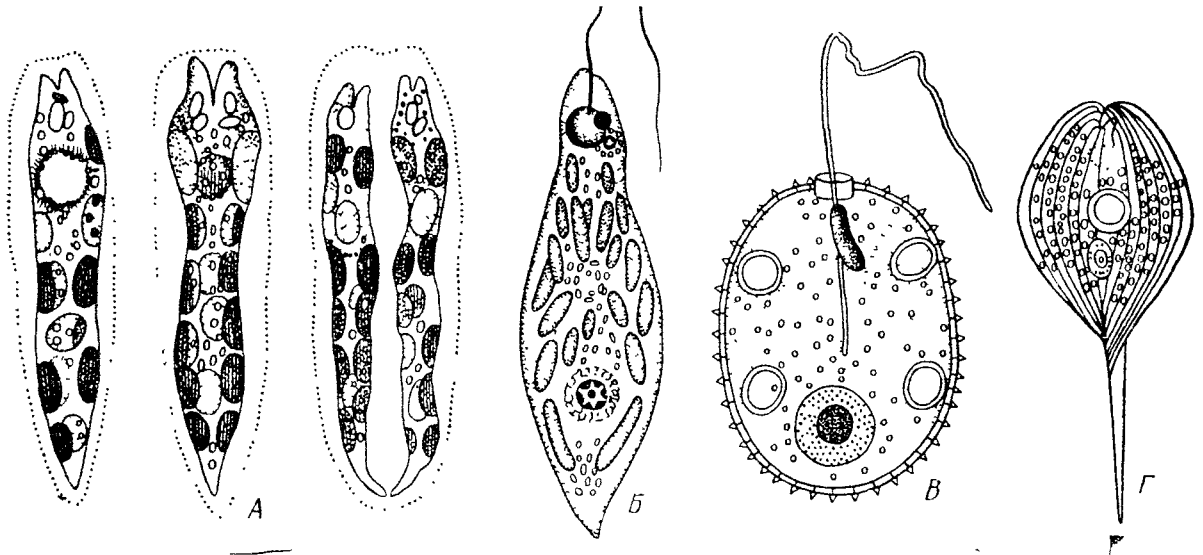


Рис. 177. А — деление эвглены; Б — *Euglena viridis*, внешний вид клетки; В — *Trachelomonas*, внешний вид клетки; Г — *Phacus*, внешний вид клетки

вокруг оси тела. Весь процесс занимает обычно 2—4 ч (рис. 177, А).

Четких доказательств полового процесса нет, хотя у отдельных видов он как будто наблюдался (*Phacus pyrum*, *Hyalophacus ocellatus*, *Scytomonas* sp.). При неблагоприятных условиях у некоторых эвгленовых водорослей образуются цисты.

Очень многие эвгленовые водоросли питаются миксотрофно, некоторые — гетеротрофно (осмотротрофно) или имеют животный тип питания, т. е. захватывают твердые пищевые частицы (бактерии, микроскопические водоросли, жгутиковые, детрит).

При культивировании некоторых зеленых эвгленовых в темноте они становятся бесцветными и используют органические источники углерода, содержащиеся в питательном растворе. На свету они снова приобретают зеленую окраску. Используя стрептомицин или действуя высокой температурой, можно разрушить хроматофоры и получить длительно существующие бесцветные формы.

КЛАСС ЭВГЛЕНОВЫЕ — EUGLENOPHYCEAE

В составе отдела имеется один класс эвгленовые — Euglenophyceae и до шести порядков, различия между которыми основываются главным образом на деталях строения жгутикового аппарата.

Порядок эвгленовые — Euglenales

Центральный порядок — эвгленовые (Euglenales). Наиболее широко распространены в пресных водах, а иногда на сырой почве виды рода эвглена (*Euglena*), особенно эвглена зеленая (*E. viridis*, рис. 177, Б).

Она быстро плавает, а также ползает, сильно изменяя форму тела. Легко ослизняется (пальмеллевидное состояние) или инцистируется, округляясь и вырабатывая толстую оболочку. При массовом развитии — полисапроб.

Для чистых водоемов, обычно гумифицированных или слабосолоноватых, характерна *E. sanguinea*, вырабатывающая на свету пигмент красного цвета — астаксантин, маскирующий зеленый цвет хроматофоров. Его раствор в масле (гематокром) играет роль защитного фильтра от солнечных лучей.

Виды рода астазия (*Astasia*) очень похожи на эвглен, но бесцветны и не имеют глазка. Они встречаются главным образом в болотах и заболоченных водах с гниющими растительными остатками.

В мелких гумифицированных водоемах, в которых в результате реакций восстановления освобождаются большие количества соединений железа и марганца, обычны виды рода трахеломонас (*Trachelomonas*, рис. 177, В), имеющие твердый домик, внутри которого помещается сама клетка. Вначале домик не окрашен, затем становится желтым, коричневым и почти черным. Из отверстия домика выставляется жгутик. При размножении одна или обе дочерние клетки выползают из отверстия и вырабатывают новые домики. Их форма, ornamentация, характер отверстия у разных видов неодинаковы.

Виды рода факус (*Phacus*) также типичны для пресных водоемов. Клетки их уплощены в виде листовой пластинки, имеют килевидные выросты и у многих сзади прямой или загнутый отросток (рис. 177, Г).

Эвгленовые водоросли активно участвуют в процессе самоочищения вод, причем некоторые виды служат биологическими индикаторами степени загрязнения водоема.

В лабораториях эвгленовые водоросли часто используются для биологических и таксономических исследований, так как легко культивируются и представляют собой хорошие объекты для изучения фотосинтеза, тонкого строения хроматофоров, фототаксиса, движения жгутиков и т. д. В медицинской практике особенно популярна *E. gracilis*, в частности для выяснения действия антибиотиков, гербицидов, ростовых веществ, для количественного определения в среде витамина В₁₂, к недостатку которого этот организм очень чувствителен.

ОБРАЗ ЖИЗНИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОДРОСЛЕЙ

Водоросли встречаются повсеместно: в реках и в морях, на поверхности почвы и в ее толще, на деревьях, скалах и т. п. Способность водорослей адаптироваться к разнообразным внешним условиям, неприхотливость и физиологическая пластичность способствовали расселению их по всему земному шару. Практически невозможно отметить какую-либо географическую зону на Земле, где отсутствовали бы эти растения. Их находят даже в самых необычных местах, не доступных для других организмов: на больших глубинах в морях и озерах, в пещерах и гротах, в снегу и в горячих источниках.

Основной средой жизни для водорослей, как говорит само их название, служит вода. Так называемые сухопутные водоросли также нуждаются в воде, но обходятся сравнительно небольшими ее количествами в виде брызг прибоя или водопада, в форме дождя, грунтовой воды или росы.

В зависимости от совокупности различно действующих экологических условий (освещения, температуры, характера субстрата и его химического состава и т. п.) водоросли образуют многообразные группировки, сообщества, или ценозы. Для каждого сообщества свойствен более или менее постоянный видовой состав. Основные альгологические группировки следующие:

планктонные водоросли (фитопланктон), нейстонные водоросли (фитонейстон), бентосные водоросли (фитобентос), аэрофильные водоросли (аэрофитон), почвенные водоросли (фитоэдафон), водоросли горячих источников (термофитон), водоросли снега и льда (криофитон), водоросли соленых вод (галофитон), водоросли известкового субстрата (кальцефилы).

Представители первых трех ценозов — типичные обитатели водной среды. Из этих трех ценозов главнейшие — планктон и бентос. Планктонные водоросли населяют открытую часть водоемов. Это микроскопические формы, пассивно взвешенные в толще воды и неспособные противостоять течениям. Бентосные, или донные, микро- и макроскопические водоросли в своей жизни связаны с грунтом (литосферой). Обычно они занимают прибрежную зону водоемов и в качестве субстрата могут использовать подводные предметы. Нейстонные микроскопические водоросли живут в самом верхнем слое воды, в зоне поверхностной пленки, т. е. в той части, где гидросфера непосредственно соприкасается с аэросферой.

Аэрофильные и почвенные водоросли приспособились к существованию в наземных условиях. По сравнению с водными обитателями они периодически подвергаются резко-выраженным колебаниям температуры и особенно влажности среды.

Далее следуют группировки водорослей, постоянно находящихся в крайних условиях существования, связанных либо с воздействием экстремальных температур (термальные и криофильные водоросли), либо необычного по составу субстрата (галофитон и кальцефилы).

Качественный состав водных альгоценозов неодинаков в пресных водах и в море. Общие виды в них крайне редки. Таким образом, различают планктон и бентос морской и пресноводный. Наземные формы, а также водоросли, растущие в экстремальных условиях, по систематическому составу близки к пресноводным.

На состав и распределение водорослей в разных биотопах¹ влияет большой комплекс факторов, как абиотических, так и биотических. Поэтому прежде чем перейти к описанию конкретных группировок водорослей, необходимо рассмотреть действие основных факторов, иг-

¹ Биотопом называют неорганическую среду, которая характеризуется относительной однородностью и изолированностью и служит местом размещения разнообразных форм жизни. Поселяющиеся в биотопе различные живые организмы образуют биоценоз.

рающих решающую роль в жизни этих организмов. К абиотическим факторам относятся физические и химические особенности среды обитания. При этом из физических характеристик первостепенное значение имеют непосредственно зависящие от климата световой режим, температура и для наземных формаций — влажность, а из химических особенно важны соленость воды и содержание в ней питательных веществ, в первую очередь солей азота и фосфора. Кроме особенностей субстрата и климатических воздействий на развитие водорослей в биотопах не менее важное влияние оказывают биотические факторы, т. е. взаимоотношения между самими водорослями, между водорослями и другими организмами растительного и животного происхождения.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Свет как фактор фотосинтеза

Свет как основной источник энергии для хлорофиллоносных растений очень важен и для водорослей, подавляющее большинство которых — типичные автотрофы. Они синтезируют собственное органическое вещество из воды, минеральных солей и углекислоты при помощи энергии Солнца. При этом разные водоросли неодинаково относятся к спектральному составу падающего на них света. В процессе фотосинтеза одни (зеленые, бурые, диатомовые водоросли) преимущественно используют красные и в меньшей степени синие лучи спектра, другие (красные, синезеленые водоросли), наоборот, — синие и в меньшей степени красные лучи. Вода очень быстро поглощает красное излучение, поэтому на больших глубинах царит слабое зеленоватое или голубоватое освещение. Водоросли, обитающие здесь, активно фотосинтезируют благодаря присутствию красного пигмента — фикоэритрина, придающего им цвет, комплементарный к цвету падающих лучей. По этой причине до самых больших глубин доходят именно представители красных водорослей, тогда как распространение большинства зеленых и бурых водорослей ограничено поверхностными водами.

Некоторые водоросли (синезеленые, например) изменяют свою окраску под влиянием цветного освещения и интенсивнее усваивают CO_2 в дополнительных к их окраске лучах спектра. Это явление, изученное Н. М. Гайдуковым, известно под названием хроматической адаптации.

Что касается количества света, то водоросли часто довольствуются очень слабым освещением, гораздо меньшим, чем наземные растения. Эта теневыносливость определяет ту предельную глубину, на которой проникающий в воду свет обеспечивает жизнь водорослям. Она не превышает, как правило, 150 м. Так, основная масса планктонных организмов в морской более прозрачной воде размещается на глубине 40—70 м и лишь в немногих местах опускается на глубину 100—120 м. В озерах фитопланктон сосредоточен на глубине 10—15 м, а в водах с малой прозрачностью — самом поверхностном слое толщиной не более

3 м. Считается, что особенно требовательны к интенсивности освещения зеленые и синезеленые водоросли, а большинство диатомовых, наоборот, избегает ярко освещенного приповерхностного слоя воды.

Углекислый газ, необходимый для фотосинтеза, водоросли поглощают, во-первых, из атмосферы (наземные сообщества), во-вторых, из воды (водные сообщества), в которой он находится в свободном состоянии¹ или в связанном — в виде углекислых или двууглекислых солей (карбонатов и бикарбонатов).

Температура

Температура — один из наиболее важных факторов, воздействующих на живые организмы. Водоросли предъявляют неодинаковые требования к этому экологическому фактору. Известно, что одни виды приурочены исключительно к холодноводным водоемам, другие — к водоемам с теплой водой, а третьи живут и тут и там, т. е. способны переносить широкий диапазон колебаний температуры.

Виды водорослей, которые развиваются в сравнительно узких пределах изменения температуры, называются *стенотермными* (узкотепловыми) видами. В противоположность им *эвритермные*² (широкотепловые) виды встречаются в широком интервале изменения температурного фактора, что обуславливает их присутствие в водоемах разных географических широт и в разные сезоны года. Можно указать даже на целые систематические группы водорослей с резко выраженными требованиями к температуре окружающей среды. Так, большинство ламинариевых водорослей — типичные обитатели холодных вод как северного, так и южного полушария, а сифоновые (за небольшим исключением) теплолюбивы и поселяются преимущественно в тропических морях. К холодолюбивым стенотермным организмам относятся также виды фукуса, к теплолюбивым — виды саргассума. Примером эвритермного рода может служить *Macrocystis*, ареал которого простирается с севера и юга до тропиков, вдоль тихоокеанских берегов Северной и Южной Америки. Среди фитопланктонных организмов также известны и стенотермные, и эвритермные виды.

Важно отметить, что температурные границы встречаемости видов, определяемые максимальной и минимальной летальными температурами, значительно шире зоны температурного оптимума, в пределах которого жизненные функции осуществляются наиболее активно, что выражается в наибольшей продуктивности данного вида водоросли. Например, диатомовая водоросль *Melosira islandica*, распространенная в озерном планктоне умеренной и субарктической зон, обычно встречается при температуре воды от 1 до 13 °C, максимальное же

¹ Загрязненные воды отличаются повышенным содержанием CO₂.

² По отношению к другим факторам среды используют аналогичные термины, начинающиеся с той же приставки. Например, эвригалинные водоросли способны переносить довольно широкие колебания солености, стеногалинные живут лишь в узких границах изменения этого показателя, эврифаги относительно безразличны к характеру пищи, стенофаги, наоборот, ограничены в своих пищевых потребностях и т. д.

размножение ее происходит в более узком интервале температур — от 6 до 8 °С.

Поскольку температурные оптимумы у отдельных видов разные, а температура воды изменяется по сезонам, в водоемах происходит периодическая смена одних водорослей другими, так называемая сезонная сукцессия видов. Иллюстрацией этому служит годовое развитие фитопланктона в озерах умеренно-холодного климата. Зимой в связи с образованием ледяной корки фитопланктон не развивается из-за недостатка освещения. В марте — апреле в довольно большом количестве появляются мелкие жгутиковые: *Cryptomonas*, *Chromulina* и некоторые другие. В мае бурно развиваются диатомовые водоросли, среди них преобладают виды *Melosira* и *Diatoma*. Холодноводный комплекс диатомей с повышением температуры воды до 15 °С сменяется умеренно-тепловодным, в состав которого входят не только диатомовые (*Asterionella*, *Tabellaria* и др.), но также хризомонады, зеленые и синезеленые водоросли. При дальнейшем повышении температуры представители зеленых и синезеленых становятся доминирующими. В летнем планктоне диатомей сравнительно немногочисленны, из них тепловодны, например, виды *Fragilaria*, *Melosira granulata*. Осенью с понижением температуры до 10—12 °С снова наблюдается вспышка развития холодноводных видов диатомей.

Такая двухвершинная кривая развития, отмечаемая главным образом для диатомовых, перидиниевых водорослей и хризомонад, характерна и для морского планктона. В северных морях СССР при весеннем цветении господствуют обычно виды *Chaetoceros*, осенью — перидиней.

Причиной этого явления, по-видимому, могут быть не только температурные изменения, но и другие факторы, в частности содержание азотистых соединений, которых особенно много в воде именно в весенне-осенний период.

Химический состав воды

Природная вода богата разнообразными химическими соединениями. Содержание большинства из них в единице объема воды, как правило, ничтожно мало¹.

Важнейшие компоненты воды — минеральные соли, или биогенные элементы, жизненно необходимые для всех гидробионтов, органические вещества (растворенные и взвешенные) и органо-минеральные скопления (детрит) со своеобразными биоценозами, состоящими из бактерий, водорослей, грибов и животных.

По содержанию питательных веществ водоемы делятся на следующие типы: олиготрофные, эвтрофные, сапротрофные и дистрофные². Олиготрофные водоемы характеризуются чистой прозрачной водой с очень низкой концентрацией необходимых элементов питания. Рас-

¹ Искусственные среды имеют весьма ограниченный набор солей, но количество каждого ингредиента в них намного выше, чем в природных водах.

² Это деление принято в основном для прудов и озер.

положены они на бедных грунтах с кислой реакцией и отличаются незначительной продукцией фитопланктонных видов. Эвтрофные воды, богатые биогенными элементами и органическими соединениями, имеют разнообразную и обильную альгофлору. Водоемы с повышенной эвтрофностью часто «цветут» синезелеными водорослями (например, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*). Сапротрофные водоемы содержат очень большое количество растворенных органических веществ, попадающих туда со сточными водами или из отстойников. В них обнаруживается богатая альгофлора (хлорококковые, вольвоксовые, бесцветные жгутиковые и другие организмы), и нередко имеет место «цветение». Дистрофные водоемы образуются там, где есть условия для роста торфяного мха, в них мало биогенных элементов и много веществ гуминового характера. В этих водах количество фитопланктонных организмов незначительно, но разнообразие видов (особенно десмидиевых) огромно.

Естественные воды довольно резко отличаются между собой по суммарной концентрации солей, или общей солености. Именно этот фактор обуславливает разделение водоемов и населяющих их водорослей на две большие группы: морские и пресноводные. Морские водоросли обитают в водах с соленостью 35—38‰ (35—38 г/л растворенных солей), пресноводные — с соленостью менее 1‰. Промежуточное положение занимают солоноватые воды (эстуарии больших рек, лагуны, где морская вода опресняется за счет дождей или поступления пресных вод и т. п.) с соответствующей ей группой солоноводных видов водорослей.

Альгофлора пресных вод и морей совершенно различна. Общие виды, которые одинаково хорошо развивались бы и в морской и в пресной водах, редки. Можно назвать большие группы водорослей, приуроченные преимущественно или к пресным, или к морским бассейнам. Там, почти все конъюгаты, большинство вольвоксовых и хлорококковых — типичные обитатели пресных вод, сифоновые (бриопсидовые), наоборот, морские. Подавляющее большинство бурых и красных водорослей также распространено в море. Синезеленые и диатомеи встречаются как в морях, так и в пресных водах.

В отличие от морей и океанов солоноватые воды очень изменчивы по концентрации и составу солей. Их населяют эвригалинные формы, легко приспосабливающиеся к большим колебаниям солености. Видовой состав этих водорослей не отличается разнообразием, но зато они представлены большим числом особей, так как не имеют конкурентов со стороны других организмов.

Из минеральных веществ соли азота и фосфора — самые важные для водорослей. Они могут использовать все формы азота, встречающиеся в природе. Относительное содержание солей азота в водоемах может меняться, но количество общего азота из года в год остается величиной постоянной, равной примерно 1 мг/л. Содержание фосфора в воде измеряется гораздо меньшими величинами, в среднем от 0,5 мг/л до тысячных долей.

В естественных водоемах присутствие этих элементов часто настолько мало, что явно тормозит развитие водорослей. Открытая, уда-

ленная от берегов часть морских бассейнов особенно обеднена в отношении азота и фосфора. Обогащение таких вод в результате вертикальной циркуляции воды, когда придонные воды поднимаются вверх в зону фотосинтеза (явление апвеллинга), или за счет приноса питательных веществ речной водой ведет к резко выраженному увеличению продуктивности водорослей.

Железо и кальций, необходимые элементы питания водорослей, используются ими в ионной форме¹. Содержание ионов железа и кальция в разных водоемах очень сильно варьирует и особым непостоянством в этом смысле, часто зависящим от климатических условий, отличается железо.

В водоемах существует естественная связь между содержанием кальция и железа, с одной стороны, и углекислоты и железа, с другой. Вследствие накопления карбонатов известковые воды имеют щелочную реакцию, и соли железа в этих условиях выпадают в осадок. В водах, бедных известью, с нейтральной и кислой реакцией, наоборот, наблюдается повышенное содержание железа в растворе.

Потребности разных видов и групп водорослей в железе и кальции неодинаковы и часто прямо противоположны, поэтому накопление этих элементов в воде — решающий фактор в распределении растений. К числу железолюбивых форм относятся многие диатомовые, десмидиевые водоросли, вошерия, драпарнальдия, хетофора, улотрикс и др., живущие при содержании Fe_2O_3 1—3 мг/л. В жестких водах с большим количеством кальция (более 25 мг/л) и минимальным количеством железа (менее 0,5 мг/л) растут, например, кладофора, хара.

В силу своих физиологических особенностей и наибольшей чувствительности к железу такие водоросли, как *Cladophora fracta* и *Oedogonium capillare*, играют роль индикаторов (показательных организмов) для определения железистости воды. Лучше всего кладофора развивается при концентрации Fe_2O_3 0,2—0,3 мг/л. Ее рост замедляется уже при достижении концентрации железа 0,5 мг/л. Для эдогониима оптимальная концентрация железа — 0,4—0,5 мг/л, при большей концентрации развитие останавливается.

Магний, калий и сера принадлежат к числу необходимых элементов, но в отличие от вышеуказанных не имеют экологического значения, так как дефицита их в воде обычно не бывает.

Кремний необходим в основном для построения панцирей диатомовых водорослей. В пресных водах его больше, чем в море. Особенно обеднены кремнием поверхностные слои моря. Это отражается на строении панцирей некоторых диатомей: за счет слабого окремнения они становятся заметно тоньше. Деление клеток диатомовых водорослей идет нормально, если в воде не менее 5 мг/л кремния, когда же его содержание снижается до 0,5 мг/л, деление прекращается. Отмечено, что весенняя и осенняя вспышки развития диатомей совпадают не только с температурным оптимумом и содержанием основных элементов питания, но и с максимальным количеством кремния.

¹ Ион кальция играет большую биологическую роль, поскольку входит в состав оболочек многих водорослей.

Водоросли нуждаются не только в биогенных элементах. Не менее важны для их жизни микроэлементы. В природных средах они присутствуют в достаточных количествах. Подмечено, что железобактериальные водоросли положительно реагируют на повышенное содержание марганца в воде, стимулирующего их рост.

Многие водоросли испытывают необходимость и в биологически активных соединениях. На диатомовые и некоторые другие водоросли благоприятно действуют, например, витамины В₁, В₁₂.

Водоросли питаются не только автотрофно, многие могут усваивать и органические вещества, которые содействуют ускорению их роста и увеличению биомассы. Таким образом, водоросли обнаруживают способность к миксотрофному (смешанному) питанию.

Усвоение водорослями растворенных органических веществ доказано для зеленых, синезеленых, диатомовых и других в опытах с чистыми культурами. При этом обнаружено, что некоторые виды в присутствии органических веществ могут расти и в абсолютной темноте, выступая как типичные сапротрофы. В таких условиях *Pleurococcus*, некоторые виды *Chlorella* не теряют хлорофилла, другие же, например эвгленовые, обесцвечиваются, хотя и продолжают размножаться. При обильном органическом питании клетки теряют хлорофилл и на свету. У ряда бесцветных форм водорослей (*Prototheca*, *Polytoma* и др.) такое состояние наследственно закрепилось, и они встречаются в природных водах с большим содержанием органики как обязательные сапротрофы.

Из источников углерода в условиях культуры наиболее доступны для водорослей простые сахара и некоторые органические кислоты. Азотистые органические соединения (мочевина, аминокислоты, растворенные белки) одновременно выступают источниками и азотного, и углеродного питания.

Способность водорослей использовать в процессе жизнедеятельности разнообразные группы растворенных веществ определяет их участие в самоочищении водоемов. Автотрофные растения, ассимилируя органические вещества и выделяя при этом кислород, прямо или косвенно содействуют минерализации органических веществ. В результате такой деятельности водорослей и других микроорганизмов загрязненная и часто дурно пахнущая вода превращается в чистую: происходит процесс биологической очистки вод.

Вода самоочищается не сразу, а поэтапно. Различают несколько зон, характеризующихся степенью самоочищения: полисапробную (сильная степень загрязнения органическими веществами), мезосапробную (слабое загрязнение) и олигосапробную (органические загрязнения отсутствуют).

Загрязнение водоемов, как и всей среды, вызвано воздействием человека на природу. В связи с этим говорят о специальной группе так называемых возмущающих факторов, к которым экосистемы¹ часто оказываются мало подготовленными. Они сводятся к действию на ор-

¹ Экосистема (или биогеоценоз) — это биотоп вместе с находящимися в нем видами живых организмов, составляющих биоценоз, т. е. некоторое единство жизни и среды.

ганизмы химических веществ: 1) обычных по составу, но присутствующих в слишком больших количествах (те же соединения азота) и 2) загрязнителей (моющие средства, фенолы, компоненты нефти, отходы атомной промышленности), которые большинством живых организмов не перерабатываются.

Применительно к водорослям необходимо подчеркнуть, что уровень их развития в водоемах подчас зависит не только от природных особенностей, но и от общественно-экономических показателей: плотности населения и направления хозяйственной деятельности человека на водосборной площади водоемов, которая нередко приводит к отрицательным последствиям. Так, сброс в водоемы сточных вод с промышленных предприятий служит причиной токсикации среды, что влечет за собой обеднение или полную гибель фитопланктона. Поступление веществ, смытых с сельскохозяйственных площадей, или kloачных и сточных вод из городов, обычно сильно обогащает водоем биогенами, что может привести к двоякому результату. При умеренном течении процесса природные воды повышают продуктивность сначала фитопланктона, потом зоопланктона. В конечном итоге это благоприятно отражается на рыбозаведении. Чрезмерное же поступление первичных питательных продуктов вызывает бурное развитие фитопланктона. Водоем, перегруженный биогенами, начинает «цвести», причем очень сильно, что сопровождается разложением водорослей и выделением токсических веществ, которые приводят к гибели не только животного населения самого водоема, но и животных, использующих такую воду для питья.

Понижение качества воды в результате искусственного насыщения водоема биогенами называют антропогенной эвтрофикацией. Это одно из нежелательных проявлений загрязнения окружающей среды человеком. Такому воздействию подвергаются сейчас не только пресноводные бассейны, но и моря.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В конкретном биотопе помимо влияния физических и химических факторов на рост водорослей действуют и биотические факторы. Они представляют собой разнородные взаимоотношения между особями одной или разных популяций, а также взаимодействия водорослей с другими растениями и животными и чаще всего носят конкурентный характер.

На совместное произрастание водорослей влияет, например, скорость роста отдельных видов. Быстрорастущие организмы чисто механически вытесняют медленнорастущие.

В синузиях¹ воздействие одного вида на другой может проявляться также путем выделения каких-то химических веществ, тормозящих или полностью подавляющих рост соседствующего вида. Например, при проращивании зооспор ламинариевых водорослей в искусствен-

¹ Синузии — компоненты биоценоза, характеризующиеся совместным пребыванием видов одной экологической группы растений (здесь водорослей).

ных условиях проростки из них не развиваются, если в сосудах с зооспорами находятся части талломов аскофиллума. И, наоборот, известны факты стимулирующего действия прижизненных выделений водорослей на другие организмы, например в почвенных экосистемах — консорциях¹, образуемых водорослями с корнями высших растений.

Поскольку водоросли служат пищей различным животным, разрастание их нередко прямо зависит от численности последних. Так, было установлено, что площади, занятые промысловыми бентосными водорослями у берегов Канады, сокращаются из-за выедания их морскими ежами. Регулировать численность этих животных, а следовательно, препятствовать истреблению зарослей макрофитов возможно косвенным путем: сокращением вылова в этих местах омаров, питающихся морскими ежами.

И таких примеров, указывающих на постоянные взаимодействия водорослей как компонентов биоценозов, с другими организмами, их окружающими, можно привести очень много.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВОДОРосЛЕЙ

Планктонные водоросли

Планктон (в переводе «парящий») включает живое население водной толщи, состоящее из мелких растительных (фитопланктон) и животных (зоопланктон) организмов. Фитопланктон составляют свободноживущие микроскопические водоросли. Это преимущественно одноклеточные и колониальные формы, неподвижные или недостаточно подвижные, чтобы преодолевать пассивное перемещение водных масс².

Фитопланктон развит в водоемах самой разной природы и самых разных размеров: от морей и океанов до маленьких пересыхающих луж и канав. Практически он отсутствует лишь в водоемах с резкими отклонениями в режиме освещения (на больших глубинах), температуры (горячие источники с температурой выше 70°C), химического состава воды (сероводородные, токсичные воды) и т. п.

Типичный планктон особенно характерен для крупных водоемов: морей, больших озер и медленно текущих рек. В мелких водоемах и особенно в реках с быстрым течением к типично планктонным водорослям примешивается очень большое количество донных обитателей.

¹ Консорция — минимальная структурная единица биоценоза, состоящая из разнородных организмов, которые в течение всей жизни или отдельных периодов находятся в тесных и полезных контактных отношениях друг с другом.

² Кроме перечисленных фито- и зооорганизмов, в планктоне выделяют еще так называемый сапропланктон, куда входят бактерии, грибы, актиномицеты. Функции этих трофических группировок в водных экосистемах различны. Фитопланктонные организмы, или первичные продуценты, усваивая неорганические соединения, создают в воде органическое вещество. Зоопланктонные организмы, или первичные консументы, питаются фитопланктоном и в свою очередь служат пищей для вторичных консументов, например рыб. Сапропланктонные формы, или деструкторы, в процессе жизнедеятельности разлагают органическое вещество до простых соединений.

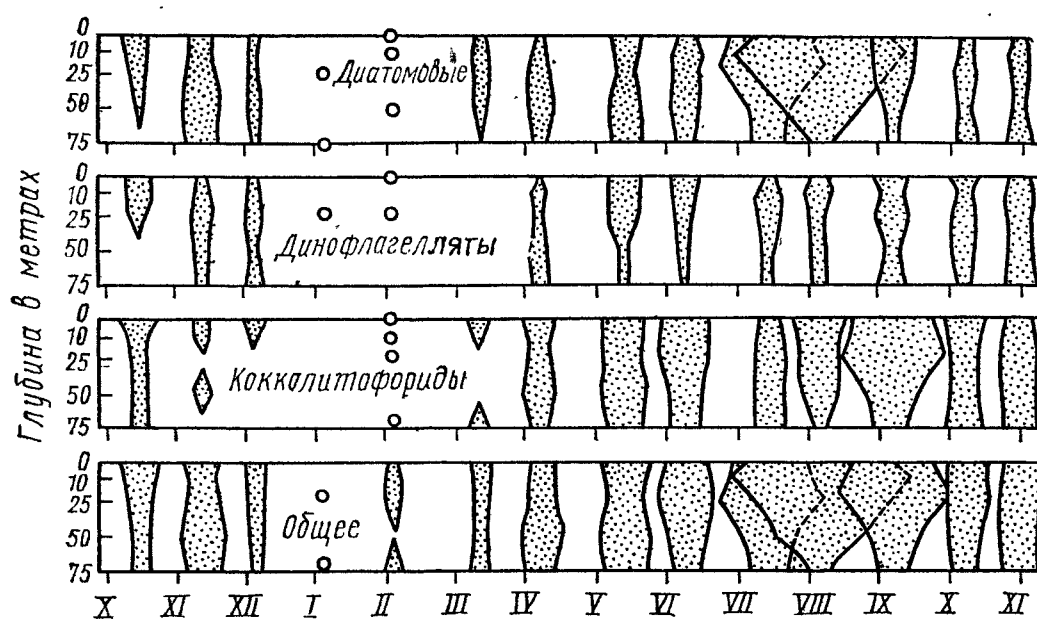


Рис. 178. Вертикальное распределение фитопланктона в Северном море в течение года (по П. Холдэлу)

Состав планктона водоемов или даже одного водоема в разных его участках по сезонам не остается постоянным. В течение года в связи с изменениями физических и химических особенностей в режиме водоема одни группы водорослей сменяются другими, а в периоды массового развития нередко господствует один вид.

В глубоководных бассейнах водоросли развиваются лишь в верхних слоях воды, куда проникает свет. Глубина, на которой обнаруживаются планктонные водоросли, зависит от типа водоема, прозрачности воды и измеряется, как правило, от нескольких метров в пресных водах до 100 м и более в морях. Одиночные представители фитопланктона отмечаются и на более значительных глубинах.

В прозрачных водах озер, а также морей в спокойных участках с умеренным течением максимальное развитие планктона часто приурочено не к самым поверхностным слоям, а к более глубоким, причем разные организмы обычно встречаются в определенных зонах (рис. 178). Такая стратификация живущих в воде организмов объясняется неодинаковым составом воды по слоям. В верхних горизонтах главные питательные компоненты (соли азота и фосфора) быстро расходуются планктонными водорослями, и эти слои обедняются указанными элементами в первую очередь. Глубокие области, особенно дна, намного богаче питательными солями. Поэтому более неприхотливые к световому фактору и азотолюбивые формы максимально развиваются в слоях воды, значительно удаленных от ее поверхности. Поддержанию резко выраженной слоистости озерного планктона в летний период способствует и состояние так называемой стагнации¹, затрудняющей вертикальное перемешивание воды.

¹ Стагнация — расслоение воды по температуре: более холодные воды занимают придонное положение, более теплые расположены сверху.

Пресноводный фитопланктон состоит главным образом из диатомовых, зеленых, синезеленых, золотистых, перидиней и эвгленовых водорослей. Зеленые представлены монадными и коккоидными формами. Из них наиболее часто встречаются виды родов *Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Gonium*, *Volvox*, *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Ankistrodesmus*, *Kirchneriella*, *Oocystis*, *Chlorella* и др. В заболоченных водоемах или в бассейнах, связанных с болотами, преобладают десмидиевые водоросли: *Cosmarium*, *Closterium*, *Staurastrum*, *Euastrum*, *Microcrasterias*, *Xanthidium*, *Desmidium*, *Hyalotheca* и др. Из синезеленых наиболее многочисленны *Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Gloeotrichia*. Диатомовые представлены неподвижными формами из класса Pennatophyceae (*Asterionella*, *Tabellaria*, *Fragilaria* и т. д.) и некоторыми видами из класса Centrophyceae (в основном различные виды рода *Melosira*). Видовое разнообразие типично планктонных диатомей в пресных водах невелико, но оно часто расширяется за счет временно планктонных видов, имеющих донную фазу в жизненном цикле. В сравнительно холодной воде нередко наблюдается изобилие хризомонад (виды родов *Synura*, *Dinobryon*, *Uroglena*, *Mallomonas*), в теплой воде — эвгленовых (виды родов *Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*). Из перидиней наиболее обычны виды *Ceratium* и *Peridinium*.

Вышеперечисленные сообщества характерны в основном для средних и мелких по размеру бассейнов: озер, прудов, заводей рек и т. д. В таких крупных озерах, как Байкал, Ладожское, Онежское, наблюдается много общего, особенно в распределении планктона, с морями. *Melosira baicalensis* (в Байкале) и *M. islandica* (в Онежском и Ладожском озерах), доминирующие в этих бассейнах, не опускаются на дно, как в более мелких водоемах, а образуют на некоторой глубине характерные зоны скопления, как в морях.

Морской фитопланктон формируют в основном центричные диатомовые и перидиниевые водоросли, зеленые и синезеленые отступают на второй план. Среди диатомей по видовому разнообразию наиболее многочисленны роды *Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Rhizosolenia*, *Planktoniella* и некоторые другие. За небольшим исключением (например, некоторые виды *Rhizosolenia*) это типично морские обитатели. Жгутиконосцы из отдела Pygrophyta в морях представлены большим количеством видов, чем в пресных водах. Некоторые роды, такие, как *Dinophysis*, *Goniaulax*, распространены исключительно в морском планктоне. Кокколитофориды (известковые жгутиковые), несколько видов которых встречается и в пресной воде, в море представлены значительно разнообразнее. Только для морских бассейнов характерны также силикофлагелляты (кремнежгутиковые водоросли). Число видов синезеленых ограничено. Среди них один вид *Oscillatoria* (*Trichodesmium*) *erythraea* может развиваться так сильно, что вызывает «цветение» воды в тропических морях.

В распределении морского фитопланктона, так же как и пресноводного, нет однородности. Разница в численности и видовом разнообразии особенно четко прослеживается по географическим зонам. В теплых тропических водах распространены преимущественно перидиней и известковые жгутиковые. Диатомовых здесь меньше, они

приурочены к холодным водам северных и арктических морей, где местами изобилуют также силикофлагелляты и некоторые зеленые водоросли.

В распределении фитопланктона в пределах одного бассейна (моря, океана) существуют определенные закономерности. В связи с этим употребляют специальную классификацию планктона по региону. Планктон открытых водных просторов, или пелагический планктон, делят на две зоны: океаническую (глубоководную), существующую вне связи с грунтом, и неритовую (шельфовую), простирающуюся от берега до конца материковой отмели (с глубиной примерно около 200 м). Неритовый фитопланктон отличается богатством видового состава и большей продуктивностью. По мере приближения к берегу пелагические формы здесь все больше соприкасаются с бентосными. Океанический фитопланктон в своем распространении ограничен так называемой эуфотической зоной, т. е. зоной сравнительно небольшой глубины, куда проникает еще достаточно света для фотосинтеза. Вода в этой области прозрачнее, чем в неритовой зоне, поэтому свет в ней распространяется на большую глубину. Вместе с тем эуфотическая зона беднее солями, особенно фосфатами. В результате продуктивность фитопланктона в ней намного меньше, чем у берегов.

Фитопланктон опресненных внутренних морей заметно отличается по составу и по количеству видов не только от океанического, но и от неритового планктона Мирового океана. В открытой части этих водоемов, отличающихся пониженной соленостью по сравнению с океаном, отсутствуют типичные океанические виды. В неритовом планктоне встречаются лишь эвригалинные виды и виды пресноводного происхождения.

Общая продукция планктона в разных водоемах в течение года значительно колеблется. Например, в холодных арктических морях весной в 1 м³ воды в верхнем слое насчитывается до 30 млн. особей. В пресноводных прогреваемых бассейнах это число резко возрастает. В водохранилищах при «цветении» воды (синезеленые водоросли) нередко отмечается, что в 1 см³ воды содержится до 1 млн. клеток. Иногда в прибрежных зонах таких «цветущих» водоемов скапливаются огромные массы этих растений, окрашивающих воду в ярко-зеленый или грязно-зеленый цвет.

О продуктивности того или иного водоема принято судить по биомассе растительного планктона, т. е. по количеству органического вещества, приходящегося на единицу поверхности или объема среды в данный момент времени. В арктических морях она достигает 6—14 г на 1 м³ воды, в Каспийском море — 1—3 г на 1 м³, а недалеко от впадения в него Волги — 100—140 г на 1 м³. В Азовском море летом биомасса иногда исчисляется в 250—300 г на 1 м³.

По аналогии с наземными растениями урожайность планктона оценивается количеством органического вещества, продуцируемого на 1 га водной поверхности за год. Годовая продукция планктона в пресных водах и морях выражается близкими величинами. Например, в Баренцевом море она равна 30—50 т (сырой массы) на 1 га, а в одном из продуктивных пресных озер — 26,5 т на 1 га.

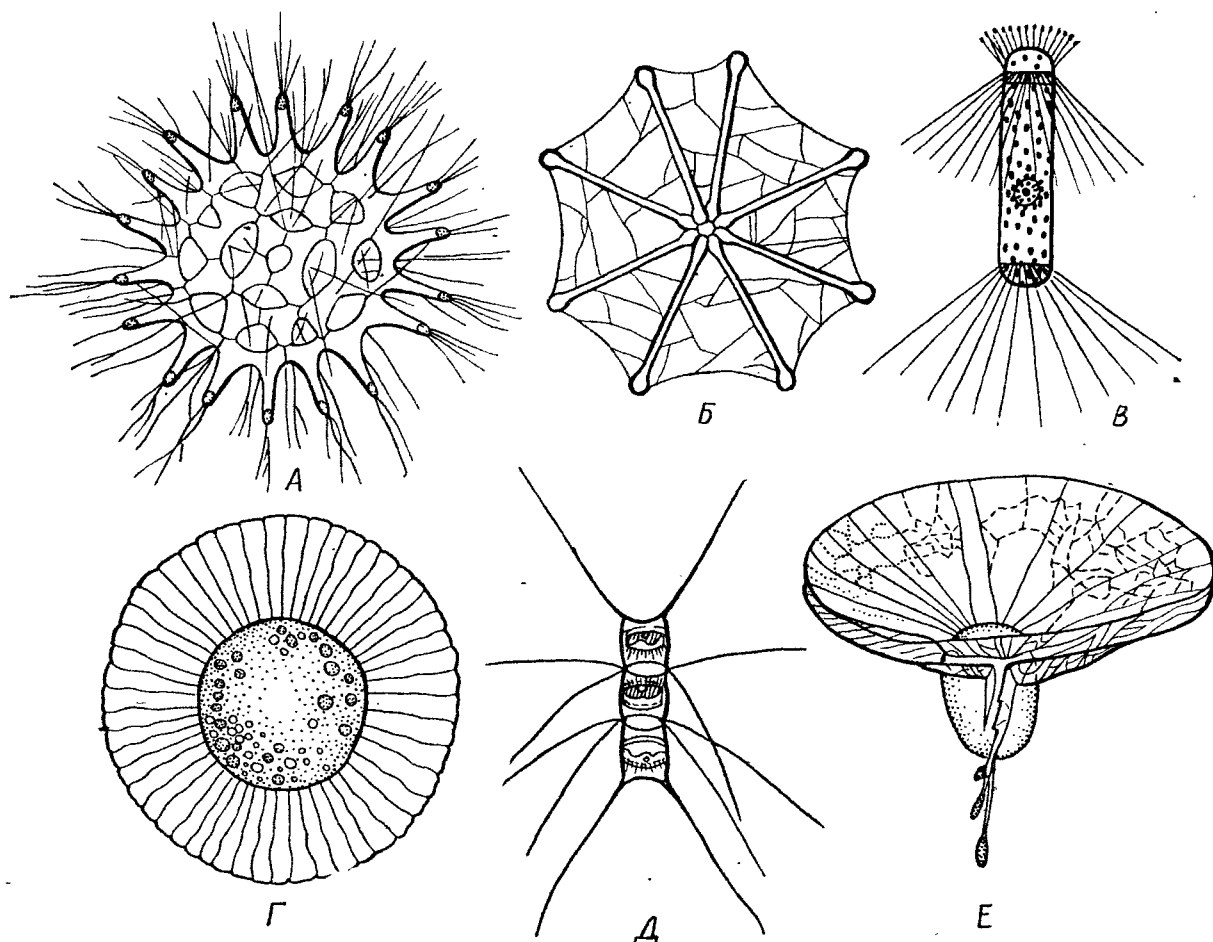


Рис. 179. Внешние приспособления к планктонному образу жизни у водорослей разной систематической принадлежности. А — *Pediatrum*; Б — *Asterionella*; В — *Corethron*; Г — *Planktoniella*; Д — *Chaetoceros*; Е — *Ornithocercus*

Подсчитано, что биомасса фитопланктона в Мировом океане равна 1,5 млрд. т, а продукция его за год превышает биомассу в 300—400 раз, что возможно лишь при условии ежесуточного возобновления фитопланктонных организмов. Эти цифры как нельзя лучше подчеркивают значение планктонных водорослей как поставщиков питания. Огромные водные пространства не являются бесплодными: благодаря развитию планктона урожаи с них не только не уступают, но иногда превосходят урожаи с наземных площадей.

Приспособления. Планктонные водоросли, населяющие толщу воды, под действием силы тяжести неминуемо должны опускаться на дно. В природе этот процесс идет медленно, чему содействует перемешивание воды, а также целый ряд особенностей в строении взвешенных организмов.

Микроскопически малый размер клеток планктонных форм, жгутики у монадных представителей облегчают поддержание их во взвешенном состоянии. Кроме того, для увеличения плавучести есть и некоторые специальные приспособления, ведущие, во-первых, к умень-

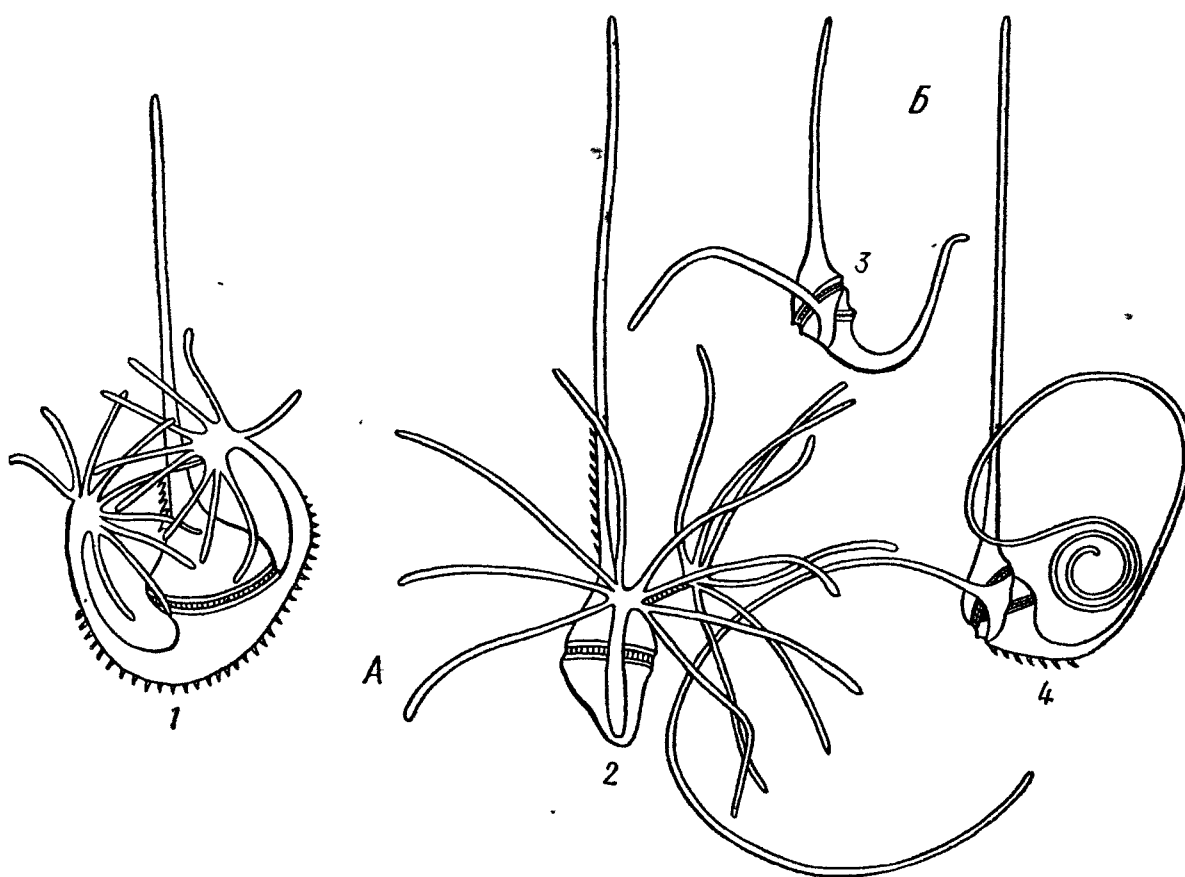


Рис. 180. А — *Ceratium palmatum*; Б — *C. reticulatum*;
1, 3 — холодноводные, 2, 4 — тепловодные формы

шению плотности организмов и, во-вторых, к увеличению их трения о воду. Эти приспособления весьма сходны у планктонных водорослей разной систематической принадлежности, что свидетельствует о параллельном и независимом развитии их под влиянием одинаковых условий существования.

Уменьшение массы организма достигается путем накопления в нем включений с плотностью меньше единицы. Так, в качестве запасного продукта в клетках организмов фитопланктона откладываются капли жира, а у синезеленых водорослей, кроме того, появляются наполненные воздухом газовые вакуоли. Они настолько уменьшают плотность клеток, что водоросли всплывают на поверхность воды и в периоды массового развития образуют там большие скопления. Замечено, что панцири планктонных диатомей гораздо более тонкие, чем у бентосных форм, что также способствует их плавучести. Немаловажную роль играет и слизь, выделяемая многими планктонными водорослями.

Для увеличения трения организма о воду служат разного рода устройства типа парашюта. У одних клеток на стенке имеются длинные шиповидные отростки (*Chaetoceros*, *Ceratium*, *Richteriella*, *Corethron*, *Stephanodiscus*), у других — пластинчатые выросты, напоминающие парашют (*Planktoniella*, *Ornithocercus*). Особенно наглядны при-

способления у колониальных представителей. Примером могут служить самые обычные обитатели пресноводного планктона: пластинчатая колония *Pediastrum*, колония *Scenedesmus* в виде плота, *Asterionella*, имеющая форму звездочки (ее радиально расположенные клетки иногда соединены нежными слизистыми нитями). У перидиней развиты приспособления, увеличивающие их поверхность, что также улучшает пассивную плавучесть клетки или колонии (рис. 179). Интересно, что у водорослей, обитающих в теплых водах, приспособления к планктонному существованию более развитые, чем у холодноводных; это связано с уменьшением вязкости воды при повышении ее температуры. Типичный пример — *Ceratium*, тропические представители которого имеют более длинные роговидные выросты, чем представители умеренного и холодного климата (рис. 180)¹. У *C. hirundinella*, обитателя пресных вод, в связи с этим отмечен так называемый сезонный полиморфизм. В холодной воде (осенью и весной) этот вид имеет более короткие рога, чем в теплой воде (летом). Подобная температурно-сезонная изменчивость наблюдается и у представителей других групп.

Нейстон

Этим термином обозначено своеобразное сообщество мелких растений и животных, живущих в зоне поверхностной пленки, у границы раздела водной и воздушной сред. В нейстоне выделяют две группы: эпинейстон, включающий организмы, живущие над поверхностной пленкой, и гипонейстон, в которую входят виды, прикрепляющиеся к поверхностной пленке снизу.

Это сообщество организмов наиболее легко обнаружить в тихую погоду в мелких, защищенных от ветра водоемах (в лужах, торфяных карьерах, канавах, небольших заливах и прудах). Не исключается развитие нейстона и в больших водоемах (в озерах и даже морях), но на сравнительно ограниченной площади спокойной воды (без волн). Обитатели поверхностной пленки нередко образуют ярко окрашенный слой, видимый невооруженным глазом. Количество организмов на 1 мм² поверхности в таких случаях равно нескольким десяткам тысяч экземпляров.

В пресноводном нейстоне обнаружены представители разных отделов. Наиболее распространены золотистые (виды *Chromulina*), эвгленовые (виды *Euglena*, *Trachelomonas*), зеленые (виды *Chlamydomonas*), разножгутиковые (виды *Botrydiopsis*) водоросли.

У многих нейстонных организмов для удержания в зоне поверхностной пленки имеются специальные приспособления в виде слизистых колпачков, напоминающих маленькие парашюты, плавательных пластинок с гидрофобной поверхностью и т. д.

¹ Существует также предположение, что выросты типа шипов и рогов сформировались как защитное устройство против выедания фитопланктона представителями зоопланктона.

Бентосные водоросли

К фитобентосу принадлежат все водоросли, жизнь которых так или иначе связана с дном водоема. Они могут прикрепляться к дну, разнообразным предметам, погруженным в воду¹, или свободно лежать на них. Субстратом для бентосных водорослей служат твердые и мягкие грунты (камни, скалы, песок, ил), другие растения (более крупные водоросли и высшие водные растения), панцири и раковины беспозвоночных животных и т. п.

В отличие от планктонных, всегда микроскопических форм бентосные водоросли представлены и микро-, и макроскопическими растениями. Последние часто бывают очень крупными. Многие виды морских бентосных водорослей достигают длины в несколько десятков метров. Донные водоросли растут, как правило, большими группами. Макроскопические талломы формируют густые заросли, напоминающие подводные луга и даже леса (бурые водоросли в морях). Микроскопические талломы в совокупности образуют видимые невооруженным глазом обрастания в виде слизистых пленок, войлочных подушечек, тинистых налетов, окрашенных в различные оттенки зеленого, желтого, бурого цвета.

Для развития фитобентоса необходим прежде всего свет, обеспечивающий синтез органических веществ. Степень его использования в свою очередь зависит от сопряженного действия целого ряда других факторов: температуры, характера грунта, содержания в воде минеральных и органических веществ и часто скорости поступления этих веществ в слоевище растений. Замечено, что усиленному поглощению водорослями питательных веществ, интенсификации фотосинтеза и дыхания способствует постоянное обновление водных масс. Косвенно это подтверждает тот факт, что бентосные водоросли наиболее пышно развиваются именно в местах с интенсивным перемешиванием воды: в реках и ручьях — на перекатах, где вода течет с большой скоростью, в морях — в проливах с течениями, в прибрежной прибойной зоне.

Глубина, на которой разрастаются бентосные растения, в разных водоемах неодинакова. Дно глубоких бассейнов свободно от фотоавтотрофных форм водорослей. Только в водоемах с прозрачной водой эти растения опускаются на значительную глубину. Например, в озере Севан (в Армении) *Ulothrix*, *Cladophora*, *Enteromorpha* вместе с диатомовыми растут на глубине от 30 до 70 м.

Естественно, что в водоемах с разной степенью прозрачности воды и неодинаковым химическим составом не может быть идентичного распределения водорослевого населения по вертикали, но все же более или менее закономерно то, что верхний слой преимущественно заселяется особенно требовательными к свету зелеными водорослями. Глубже других в пресных водах опускаются диатомовые. Предполага-

¹ Группа водорослей, поселяющихся на живых телах и на разнообразных предметах, в том числе и искусственно введенных в воду человеком (лодки, плоты, суда, бакены, сваи и т. п.) и не связанных непосредственно с дном водоема, обозначается специальным термином перифитон.

ется, что некоторые виды их — типичные сапротрофы, поселяющиеся на таких глубинах, куда свет не проникает совсем.

Существует определенная связь между величиной таллома водорослей и характером грунта — размером частиц, его слагающих. Крупные водоросли обычно приурочены к каменистому и скальному грунту, обитают на сваях, подвижных субстратах (лодках, плотках и т. п.) и высших водных растениях. Для макроскопических растений непригодны рыхлый песок, мелкий галечник и ил, заселяемые обычно мелкими формами. Причина этого в том, что органы прикрепления бентоносных водорослей — короткие ризоиды или подошвы, хотя часто и имеют довольно сложное строение, но не проникают глубоко в субстрат. Длинные ризоиды у морских бентосных водорослей, так же как у пресноводных, встречаются у очень немногих форм. К ним относятся обитающие в пресных и соленых водах виды *Chara* и *Nitella*, а также виды *Caulerpa*, распространенные на песчаном грунте в тропических морях.

Пресноводный бентос состоит в основном из зеленых, разножгутиковых, диатомовых и синезеленых водорослей. Красные представлены небольшим числом видов, из них наиболее часто встречается *Batrachospermum*. Среди зеленых водорослей довольно много прикрепленных видов, растущих на камнях и других твердых предметах (эпилиты), на высших растениях: тростниках, рдестах и т. п. (эпифиты). Наиболее распространены виды следующих родов: *Ulothrix*, *Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Stigeoclonium* и т. д. Кладофора и стигеоклониум имеют вид ветвящихся кустиков, особенно жестких у кладофоры. Иногда, отрываясь от субстрата, эти водоросли образуют в воде длинные тинистые хвосты, одним концом прикрепленные к подводным растениям. Недалеко от поверхности воды ярко-зеленые нежные дерновинки образуют неветвящиеся нити улотрикса. Часто встречается также кустистая форма *Draparnaldia*. В прибрежной зоне оз. Байкал мощные заросли образуют эндемичные виды *Draparnaldiella*.

В небольших водоемах (канавках, прудах) и в прибрежной области крупных озер много неприкрепленных видов. Это разнообразные нитчатки из зеленых (например, *Spirogyra* и другие зигнемовые, *Oedogonium*), разножгутиковых (*Tribonema*) и синезеленых (*Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Tolypothrix*) водорослей, а также диатомей. Одни из них свободно лежат на песчаном или илистом дне (эпипелиты), другие располагаются на поверхности подводных растений, плотно прилегая к ним.

Днем нитчатки, увлекаемые пузырьками кислорода, выделяемого при фотосинтезе, часто скапливаются большими массами на поверхности воды, а ночью снова оседают на дно. Они образуют слизистую тину ярко-зеленого (зигнемовые водоросли) или буровато-зеленого (синезеленые водоросли) цвета.

Между высшими водными растениями можно обнаружить слизистые бесформенные скопления *Tetraspora*, мелкие округлые колонии *Rivularia*, *Gloeotrichia pisum* и др.

Самые крупные представители пресноводного фитобентоса — харовые водоросли. Виды хары и нителлы наиболее часты в прудах и озе-

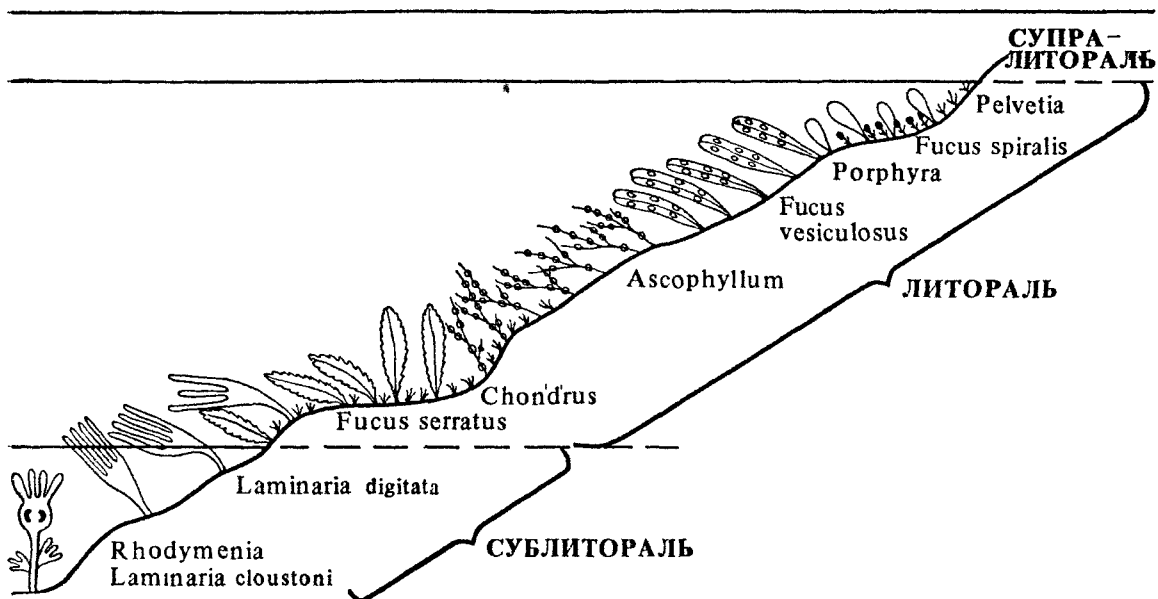


Рис. 181. Схема, иллюстрирующая зональное распределение водорослей на скалистом побережье в Европе (по В. Чэпмену)

рах с илистым дном, где они образуют густые заросли, прочно закрепленные в субстрате с помощью длинных ризоидов.

Макроскопический таллом до 1,5 м в длину имеет во взрослом состоянии и водяная сеточка (*Hydrodictyon reticulatum*). Для разрастания этой формы благоприятны прибрежные части прудов, ручьи, заводы рек, имеющие достаточно азотсодержащих солей.

Из бентосных синезеленых водорослей по величине колоний, иногда достигающих размера куриного яйца, первенствует *Nostoc pruniforme*. В период массового развития скопления ностока могут препятствовать работе шлюзов и т. д.

По внешнему виду морские бентосные водоросли сильно отличаются от нежных пресноводных. Их огромные заросли состоят главным образом из макроскопических бурых и красных водорослей. В «подлеске» между крупными формами и эпифитно на них расселяются мелкие бурые и красные водоросли, которые в свою очередь могут обрастать разнообразными формами зеленых, диатомовых и синезеленых водорослей.

Флористический состав морского бентоса зависит от состава воды, который тесно связан со свойствами грунта и интенсивностью перемешивания водных масс, от ее прозрачности и температуры.

Бентосные водоросли занимают прибрежную, сравнительно узкую часть моря. Глубина, на которую опускаются водоросли в разных морях, неодинакова. Например, в северных морях СССР граница встречаемости бентосных растений лежит на незначительных глубинах, около 40—50 м. У берегов Флориды морские водоросли опускаются до глубины 100 м, а в Средиземном море, отличающемся необычной прозрачностью, они растут на глубине 130 и даже 180 м.

Поскольку в большинстве морей уровень воды периодически изменяется, что связано с приливами и отливами¹, прибрежную область делят на три зоны (по вертикали): супралитораль, литораль и сублитораль (рис. 181). Супралитораль — самая узкая полоса морского побережья, располагается выше линии наибольшего стояния воды и орошается только брызгами прибоя. Литораль, или осушная зона, занимает пространство от высшего уровня прилива до низшего уровня отлива. Один или два раза в сутки водоросли этой зоны остаются по нескольку часов на воздухе². Сублитораль, или инфралиторальная зона, находится ниже литорали и простирается до глубины 40 м и более. В ней выделяют две области: верхнюю, отличающуюся от литорали более спокойной водой и незначительной интенсивностью освещения, и нижнюю, наиболее глубокую часть прибрежной зоны, в которой еще растут водоросли. Она характеризуется наибольшим постоянством факторов среды и предельно малым освещением.

В связи с нерегулярностью увлажнения и колебаниями в солёности альгофлора супралиторали отличается сравнительной бедностью и представлена преимущественно микроскопическими формами. В литорали и верхней сублиторали пышные заросли образуют макроскопические бурые, зеленые и красные водоросли, в глубоких сублиторальных слоях господствуют обычно красные водоросли, приспособленные к фотосинтезу в синих и зеленых лучах спектра.

Горизонтальное распространение морских бентосных водорослей определяется главным образом температурным фактором, солёностью воды и рельефом дна. Бурые, как правило, типичные обитатели холодного и умеренного поясов (хотя, например, виды рода саргассум, диктиотовые, почти все гелидиевые характерны для тропических и субтропических морей), красные и зеленые водоросли преобладают в теплых морях. В бассейнах с океанической или близкой к ней солёностью альгофлора значительно богаче, чем в морях с низкой солёностью.

Северные моря характеризуются обширной флорой. Примером может служить Белое море. Литоральную зону его населяют в основном фукусовые водоросли (фукус, аскофиллум, пельвеция). Местами фукусовые занимают до 75% общей площади литоральных зарослей. Пельвеция желобчатая (*Pelvetia canaliculata*), самая мелкая из порядка Fucales, встречается в супралиторали и в верхней литорали. Фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*) образует обильные разрастания в верхней и средней литорали. Далее следуют фукус двухрядный (*F. distichus*), аскофиллум узловатый (*Ascophyllum nodosum*), фукус зубчатый (*F. serratus*). Между крупными растениями и отчасти на них поселяются более мелкие формы из бурых (например, *Chordaria flagelliformis*), а также красные (*Rhodomenia palmata*, виды *Porphyra*, *Ceramium* и др.) и зеленые (виды *Enteromorpha*, *Monostroma*, *Ulvaria*,

¹ Высота приливов может быть очень разной: от нескольких сантиметров во внутренних морях до 10 м в открытых морях.

² Литоральная зона может иметь разную протяженность: от нескольких метров до нескольких километров. Когда литораль достаточно обширна, ее подразделяют на горизонты: верхний, средний и нижний.

Ulva, *Cladophora*). Во время отлива эти нежные водоросли оказываются защищенными от высыхания талломами крупных бурых водорослей. В верхней сублиторали густо разрастаются наиболее крупные ламинариевые водоросли (виды *Laminaria*, *Chorda*, *Alaria* и др.). На них много эпифитов, главным образом из красных водорослей: виды *Polysiphonia*, *Delesseria*, *Phycodris*. Последние встречаются и на каменном грунте вместе с *Phyllophora*, *Ahnfeltia* и др. Для нижней сублиторали особенно характерны известковые красные водоросли, местами покрывающие дно сплошным ковром (виды рода *Lithothamnion*, *Corallina officinalis*).

Сравнивая состав бентосных водорослей холодных и теплых вод (например, Белого и Черного морей), следует сказать, что в теплых водах преобладают багрянки, а бурые отступают на второй план. Так, в Черном море совсем нет ламинариевых, фукусовые представлены одной цистозейрой, заросли которой особенно плотны и обширны у берегов Крыма и Кавказа. На глубине 10 м и более растет филлофора, образующая целые поля (филлофорное поле С. А. Зернова расположено в северо-западной части Черного моря). Для опресненных и загрязненных участков прибрежной зоны характерно массовое развитие зеленых водорослей (виды *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Ulva*). Типичные для тропических морей сифоновые зеленые водоросли представлены здесь в основном кодиумом червеобразным (*Codium vermiculare*) и видами бриопсиса (*Bryopsis*).

В дальневосточных морях массовые заросли образуют около 50 видов бентосных водорослей. В их распределении обнаруживается четкая ярусность. В сублиторали наряду с видами ламинарии и фукуса сильно разрастаются виды *Sargassum*¹, *Costaria*, *Undaria*, *Agarum*, *Lessonia*. По побережью Тихого океана к ним присоединяются гигантские макроцистисы, нереоцистисы и др., размеры которых определяются не одним десятком метров. Самый нижний ярус формируют виды *Lithothamnion* и *Corallina* с корковидными слоевищами².

Поскольку донные водоросли распространены на сравнительно неширокой прибрежной полосе, не превышающей одной десятой всей площади Мирового океана, количественная продукция этих растений в целом уступает планктону. В Баренцевом море годовая продукция (в сырой массе) донных водорослей в среднем приближается к 200 т/га. В Черном море она ниже: в защищенных местах — 100—170, а на открытых морских участках — около 80 т/га.

К числу наиболее урожайных бентосных водорослей относятся фукусовые и ламинариевые, но это не единственный пример. В Чер-

¹ Наибольшее разнообразие видов саргассума известно в Саргассовом море. Водоросли приспособились здесь к жизни на поверхности воды в неприкрепленном состоянии и размножаются только вегетативно.

² Таким образом, красные водоросли оказываются самыми глубинными формами в морях. Благодаря фикоэритрину, содержащемуся в хроматофорах их клеток, багрянки успешно фотосинтезируют в условиях слабого зеленого и синего освещения. По теории Т. В. Энгельмана, красный пигмент рассматривается как приспособление красных водорослей к цветному освещению. Но в связи с тем что на больших глубинах могут встречаться иногда и другие группы водорослей, следует допустить, что для глубоководных форм большое значение имеет и их общая теневыносливость.

ном море, в средней части треугольника между Севастополем, Одессой и устьем Дуная, расположено упомянутое выше огромное (площадью 11 тыс. км²) филлофорное поле С. А. Зернова. Биомасса этой водоросли составляет около 5,5 млн. т. Бурые же водоросли, главным образом из рода *Sargassum*, плавающие в поверхностном слое воды в Саргассовом море, имеют биомассу 12—15 млн. т.

Наземные, или аэрофитные, водоросли

Аэрофитные (воздушные) водоросли живут вне водоемов на различных твердых субстратах. Местом их типичного поселения служат скалы и камни, растения (листья и кора деревьев), разнообразные постройки (заборы, крыши и стены домов) и даже животные¹.

Условия существования наземных водорослей существенно отличаются от условий существования водных. Для воздушной среды характерны прежде всего резкая смена температуры (днем и ночью, зимой и летом), а также в большинстве случаев лишь кратковременное увлажнение во время дождя, тумана или росы. Несмотря на своеобразие условий жизни аэрофитные водоросли нередко развиваются в массовом количестве, образуя на поверхности субстратов яркие слизистые или порошкообразные налеты, мягкие или рассыпающиеся корочки.

Особенно много наземных водорослей в районах с теплым и влажным климатом. В областях же с суровой и продолжительной зимой число их видов резко снижается.

В качестве приспособлений к не всегда благоприятным условиям жизни служат следующие особенности в строении клеток аэрофитов: слоистые, сильно утолщенные стенки, слизистые обертки, чехлы, удерживающие воду, накапливающееся в больших количествах масло, более вязкая цитоплазма.

Общее количество наземных водорослей составляет несколько сотен видов. Эти микроскопические растения, одноклеточные, колониальные и нитчатые, принадлежат в основном к трем отделам: синезеленым, зеленым и диатомовым.

На разных субстратах состав водорослей неодинаков. На коре деревьев растут обычно зеленые водоросли (*Pleurococcus*, *Trentepohlia*, *Stichococcus*, *Chlorococcum*, *Chlorella* и др.). Из них повсеместно встречаются плеврококк и трентеполия, разрастающиеся на теневой стороне деревьев. Плеврококк обычно окрашивает основания стволов, пней в ярко-зеленый цвет, трентеполия, располагаясь вдоль всего ствола, придает ему красновато-коричневую окраску. *Pleurococcus vulgaris* и *Trentepohlia umbrina* — космополиты.

Во влажных тропических областях аэрофитные водоросли поселяются и на листьях, образуя плотные обрастания. Здесь царствуют различные представители трентеполиевых и синезеленых (*Phormidium*, *Scytonema*, *Schizothrix* и др.). На мхах наряду с некоторыми зелеными встречаются синезеленые и диатомовые водоросли.

¹ Некоторые зеленые водоросли обнаружены на волосах ленивцев.

На скалах, периодически орошаемых водой, отмечены виды рода *Mesotaenium* (слизистые скопления этой водоросли легко переносят временное высыхание), *Stichococcus bacillaris*, виды *Chlorococcum*, *Chlorella ellipsoidea* и т. д. Гораздо богаче микрофлора там, где поверхность каменных глыб или стен увлажняется постоянно просачивающейся водой. В таких местах вместе с некоторыми зелеными (виды *Cosmarium*, *Cylindrocystis*) и диатомовыми (виды *Melosira*, *Diatoma*, *Pinnularia*) изобилуют синезеленые водоросли (*Gloeocapsa*, *Stigonema*, *Nostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*). На известковых скалах преобладают синезеленые водоросли, где они разрастаются в виде темных слизистых налетов или чернильных полос. В засушливое время такие пленки теряют воду и превращаются в легко разламывающиеся корочки, при увлажнении вновь набухают и возобновляют свой рост. На известняках или других пористых субстратах синезеленые водоросли поселяются не только на поверхности или в трещинах породы, но и на некоторой глубине, в пространствах между частицами. В таких условиях без непосредственной связи с поверхностью субстрата живет, например, глеокапса.

Разнообразные по систематической принадлежности водоросли приспособились к существованию в пещерах. Известно более сотни «пещерных» водорослей, среди которых также преобладают синезеленые.

Почвенные водоросли

Сообщество всех организмов в почве определяется как эдафон. Его растительную часть называют фитоэдафоном.

Почвенные водоросли обитают на почве и в поверхностном ее слое, занимающем несколько сантиметров в глубину, далее число их резко уменьшается. Максимальная глубина, на которой были обнаружены жизнеспособные водоросли, тем не менее весьма значительна — 2,7 м.

В поверхностном слое, куда проникает свет, водоросли живут как типичные фототрофы, а в глубоких почвенных слоях они переходят на сапротрофное питание.

Почва — очень сложная среда обитания, в ней непосредственно контактируют и взаимодействуют друг с другом разные формы жизни. Она отличается неоднородностью в горизонтальном и в вертикальном направлениях и обладает рядом экологических особенностей. Поверхностный слой почвы наиболее изменчив по показателям влажности, температуры и освещения, глубокие почвенные горизонты характеризуются относительным постоянством этих признаков.

Почва занимает промежуточное положение между воздушной и водной средами, и многие организмы именно через почву переходят из воды к наземным условиям существования.

Общее количество видов почвенных водорослей приближается к 2000. Среди них самые многочисленные — синезеленые и диатомовые, далее стоят зеленые и разножгутиковые. Золотистые (*Geochrysis*) и красные (*Porphyridium*, *Chroothece*) встречаются довольно редко. Си-

незеленые водоросли (*Phormidium*, *Microcoleus*, *Schizothrix*, *Nostoc* и др.) особенно характерны для степных и пустынных почв юга (та-кыров), где они образуют кожистые (слизистые в период увлажнения) или напоминающие войлок пленки. В связи с засушливым климатом ценозы этих водорослей эфемерны: пышное развитие их наблюдается лишь во влажные периоды и существует недолго.

Для влажной земли, обнажающейся при высыхании луж и т. п., очень типичен *Botrydium*. Там же в затененных местах рядом с различными синезелеными водорослями часто развиваются *Vaucheria*, *Stigeoclonium* и некоторые слизистые формы: *Mesotaenium*, пальмеллоидные стадии хламидомонад.

На почве, в значительных количествах содержащей аммоний (там, где имеет место загрязнение мочой и другими подобными отбросами), растет зеленая *Prasiola* и некоторые синезеленые водоросли.

Все представители фитоэдафона мало приспособлены к регулированию испарения и для вегетации нуждаются в увлажненном субстрате. В засушливые летние периоды и зимой водоросли находятся в покое-щемся состоянии. Приспособительные свойства, служащие для перенесения неблагоприятных условий жизни, у разных водорослей выражены неодинаково. Например, подвижные диатомеи при высыхании почвы перемещаются в нижележащие влажные слои. У ботридиума в таких условиях протопласт переходит в подземные ризоиды и там распадается на цисты. У вошерии аналогичную роль играют апланоспоры, а у некоторых зеленых нитчаток — акинеты (толстостенные клетки), очень стойкие к недостатку влаги. Одно из важных приспособлений для перенесения высыхания — обильное образование слизи, прочно удерживающей воду.

Численность водорослей в почве зависит от целого ряда факторов: от водного и солевого режима почвы, от наземной растительности, от агротехники.

Количество водорослей в окультуренных почвах выше, чем в целинных. Подсчитано, что в возделанных почвах число клеток в слое глубиной до 10 см достигает 1 млн. в 1 г, а в целинных — 300 тыс.

Почва обработанных полей, отличающаяся лучшим водным режимом и достаточным содержанием минеральных веществ, часто «зацветает» от массового развития микроскопических водорослей. Ее поверхность становится зеленоватой, что по народной примете обещает хороший урожай. Это наблюдение часто оправдывается и, по-видимому, не случайно: во-первых, интенсивное развитие самих водорослей свидетельствует о благоприятных абиотических факторах в почве (температура, влажность, присутствие легкоусвояемой пищи) и, во-вторых, водоросли прямо и косвенно участвуют в повышении плодородия почвы, обогащая ее углеводами и азотом.

Водоросли горячих источников

Водоросли способны жить и размножаться в таких местообитаниях, которые на первый взгляд кажутся совершенно непригодными для жизни: в горячих минеральных источниках, загрязненных горячих водах,

спускаемых фабриками и заводами. Температура воды в них часто намного превышает те границы (от 0 до 50°C), в пределах которых живет большинство организмов. Водоросли найдены даже в воде с температурой, приближающейся к точке кипения.

Термальным природным водам свойственна не только высокая, но и постоянная в течение года температура, обеспечивающая круглогодичную вегетацию растений. По химическим свойствам эти воды отличаются высоким содержанием минеральных веществ и газа. Состав минеральных компонентов воды оказывает на флору часто не менее важное влияние, чем температура¹.

В пределах одного и того же горячего источника поддерживается стабильность жизненных условий, что обуславливает неизменность состава растений не только в течение года, но и на протяжении более длительного отрезка времени. Так, в Карлсбадских горячих источниках в настоящее время отмечается та же самая альгофлора, что и в прошлом столетии.

Выносливость к перенесению экстремальных условий в течение всей жизни свойственна в основном синезеленым водорослям. Термофильных диатомовых и зеленых водорослей гораздо меньше. Например, в одном из горячих источников Камчатки из 52 обнаруженных видов водорослей на долю синезеленых пришлось более половины — 28 видов, диатомовых — 17, зеленых — только 7 видов.

Температурный предел, при котором еще живут диатомовые и зеленые водоросли, не превышает 50,7°C, тогда как у нитчатых синезеленых (из порядка *Oscillatoriales*) он равен 85,2°C. В таких условиях синезеленые нитчатки образуют хорошо заметные пленки, плавающие на поверхности воды или лежащие на дне водоема.

Общее количество видов водорослей, обнаруженных в горячих водах, более 200. Надо отметить, что с повышением температуры число видов, способных ее переносить, заметно уменьшается. Большинство термофильных водорослей живет при температуре 35—40°C. При 85—90°C обнаружено всего два вида.

Большая часть обитателей термальных вод относится к эвритермным организмам, живущим и при более низких температурах (виды *Ulothrix*, *Oedogonium*, *Cladophora*, *Spirogyra*, *Cosmarium*, *Rhizoclonium hieroglyphicum*, *Nitzschia amphibia* и т. д.).

Специфических термофилов, не способных существовать при температуре ниже 30°C, очень немного. Самые типичные и широко распространенные из них — *Mastigocladus laminosus* и *Phormidium laminosum*. Оптимум их температурного развития лежит в пределах от 45 до 55°C.

Термофильные водоросли какими-либо специальными внешними приспособлениями к перенесению экстремальных воздействий не обладают и поэтому не отличаются от форм, населяющих обычные холод-

¹ Поскольку водоросли очень чувствительны к химическому составу термальных вод, они могут служить ее индикаторами (по составу растений судят о химических свойствах воды).

ные воды. Выносливость их, по-видимому, обуславливается внутренними физиологическими перестройками в клетках, структурой и химическим составом цитоплазмы.

Водоросли снега и льда

Другая группировка, приспособленная к жизни в крайних температурных условиях (при 0°C и ниже), — криофитон, или криофильные водоросли. Они развиваются на поверхности снега и льда и в период интенсивного размножения нередко придают субстрату ту или иную окраску.

Наиболее известно явление так называемого «красного снега». Чаще всего оно вызывается *Chlamydomonas nivalis*, в клетках которой содержится большое количество красного пигмента астаксантина. Другой вид *Ch. flavo-virens*, встречающийся в Высоких Татрах, окрашивает снег в желто-зеленый цвет. Позеленение снега, отмеченное в Гренландии, в Альпах и ряде других высокогорий, вызывалось кроме видов *Chlamydomonas* видами *Raphidonema* и некоторыми десмидиевыми. Вместе с ними присутствовали также синезеленые водоросли, *Glenodinium pascheri* из Dinophyceae и др. Буровато-желтую окраску обычно придают снегу диатомовые.

«Снежные» водоросли развиваются, как правило, не на свежее выпавшем, а на старом снегу, оставшемся лежать в холодных ущельях или на снежных полях высоко в горах. Рост и размножение водорослей начинается после того, как под действием солнечной радиации снег частично тает. Площадь окрашенного снега может занимать до нескольких квадратных километров.

В настоящее время список «снежных» водорослей насчитывает свыше 100 названий. Среди них особенно распространены зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли. Ограниченное число видов имеют золотистые и пиррофитовые водоросли. Окраска снега в зависимости от преобладания в нем того или иного вида (а также стадии развития) может быть красной, зеленой, желтой, бурой, почти черной.

Во льдах арктических и антарктических бассейнов сильно разрастаются диатомеи. Первоначально они развиваются на нижней, погруженной в воду поверхности льда, а затем в толще его, распространяясь по тонким канальцам, которые пронизывают лед в разных направлениях. В случае массового развития диатомовые водоросли вызывают интенсивное буровато-желтое окрашивание льда на больших пространствах. При этом продукция диатомей весьма значительна: с 1 м³ льда собирают около 1 кг (сырой массы) водорослей.

Водоросли соленых водоемов

Своеобразную группировку организмов представляют собой водоросли соленых озер¹. Концентрация солей в континентальных водоемах мо-

¹ Таких водоемов особенно много в районах с жарким климатом и там, где подстилающие породы содержат большое количество солей.

жет быть очень высокой: она доходит до 285 г на 1 л воды, если в ней преобладает хлористый натрий, и до 347 г на 1 л при преобладании сульфата натрия. Солевыносливых водорослей довольно много, известны даже виды, живущие в насыщенных растворах. Альгофлора засоленных водоемов не может считаться морской, так как типичные обитатели моря здесь отсутствуют. По происхождению это, скорее, пресноводные формы, приспособившиеся к повышенной концентрации солей.

Организмы, населяющие воды с хлористыми солями, делятся на две группы: эвгалофиты и олигогалофиты. К первой относятся формы, живущие только в присутствии солей натрия и магния (из них полигалобионты населяют воды с высокой их концентрацией, близкой к морской, а иногда и большей, а мезогалобионты — с уменьшенным содержанием солей, например во внутренних морях и в опресненных морских бухтах). Вторая группа включает формы, которые живут в воде либо без хлоридов (галофобы), либо с незначительным их содержанием, не более 5 ‰.

Типичный полигалобионт — *Dunaliella salina* — одна из наиболее распространенных водорослей соленых водоемов, сходная по строению с хламидомонадой. В клетках этого вида дуналиеллы содержится красный пигмент β-каротин. В периоды массового развития пигмент из отмерших клеток водорослей переходит в солевой раствор (рапу), окрашивая его и соль, выпадающую в виде кристаллов, в разные оттенки красного цвета¹.

Другой обычный обитатель соленых озер — синезеленая водоросль *Chlorogloea sarcinoides*, встречающаяся в СССР на юге, вблизи Евпатории. Мощные слизистые скопления этой водоросли образуют пласты в береговой части некоторых озер. Ил, остающийся после отмирания хлороглей, используется в лечебных целях.

Известковые водоросли

К этой группе относятся интересные «сверлящие» водоросли, всегда связанные в своей жизни с известковым субстратом. Эти микроскопические формы особенно распространены среди синезеленых, но имеются и в других группах. Число их видов небольшое, около 20, встречаются же они довольно широко в пресных и морских водах, на известковых скалах, раковинах, кораллах. Выделяя органические кислоты, водоросли постепенно растворяют известь, в результате чего субстрат оказывается пронизанным тонкими и глубокими канальцами — ходами.

Противоположную группу известковых водорослей образуют формы, способные выделять углекислый кальций². Количество извести, образуемое разными видами, неодинаково: у одних оно небольшое, у других — настолько обильное, что клетки и нити водорослей как бы заключаются в своеобразные футляры, у третьих организм полностью погру-

¹ Рапа, в которой растет дуналиелла солевая, имеет приятный запах фиалок.

² Эти водоросли способствуют образованию отложений, называемых туфами, которые особенно обильны в осадочных породах древних геологических периодов. В древних туфах нередко обнаруживаются остатки синезеленых водорослей.

жаются в субстрат, в котором он постепенно отмирает. Жизнеспособными в таких случаях остаются лишь водоросли, расположенные ближе к поверхности субстрата.

Сожительство водорослей с другими организмами

Водоросли не всегда ведут свободный образ жизни. Очень часто можно наблюдать сожительство — симбиоз их с другими организмами: бактериями, грибами, другими водорослями, высшими растениями и животными. Взаимоотношения между организмами, составляющими такие сочетания или комплексы, степень влияния одного компонента на другой могут быть самыми разными и не всегда носят характер положительных взаимодействий (когда один из видов извлекает для себя пользу из сожительства с другим видом и не причиняет ему никакого вреда).

Обычно различают несколько типов сожительства водорослей с другими организмами: эпифитизм, эндофитизм, паразитизм, мутуализм. Эпифитизм представляет такой тип сожительства, при котором имеет место тесный наружный контакт между водорослью и другим организмом, на котором она поселяется, при автономности их питания. Эндофитизму при сохранении самостоятельности питания сосуществовавших организмов свойствен уже внутренний контакт между ними (водоросль живет внутри другого организма, не нанося ему видимого вреда). Паразитизмом называют такие взаимоотношения, когда внедрившаяся в тело хозяина водоросль питается за его счет и в конечном итоге приводит к отмиранию отдельных частей организма хозяина или иногда к полной его гибели. Мутуализм, наоборот, представляет собой такой тип взаимоотношений, когда совместно существующие виды (один организм внутри другого) извлекают из своего сожительства множество преимуществ и иногда не в состоянии жить отдельно. В природе такие случаи встречаются, правда, очень редко. Следует подчеркнуть, что резко разграничить перечисленные типы взаимоотношений, обнаружить их в чистом виде на практике удастся далеко не всегда, скорее можно наблюдать переходные формы.

Эпифитизм среди водорослей — очень частое явление. Он заключается в том, что водоросли-эпифиты используют другие растения как место поселения и, не проникая внутрь их тела, питаются вполне самостоятельно. При этом один и тот же вид водоросли может прикрепляться не только к разным растениям, но даже к неживым субстратам¹. В пресных водоемах эпифитами, например, являются диатомеи, поселяющиеся на талломе одной из распространенных зеленых водорослей — кладофоры, а в морях — многие бурые и красные водоросли, прикрепляющиеся к многолетним черешкам ламинарий, основаниям фукусов и других крупных форм. Все отделы водорослей имеют пред-

¹ При использовании в качестве места прикрепления животного организма водоросли (эпифиты), как правило, тяготеют к определенной группе животных.

ставителей, ведущих эпифитный образ жизни¹. Приспособления к прикреплению у эпифитов разной систематической принадлежности часто носят конвергентный характер. Пример тому — удивительно похожие морфологически, но относящиеся к разным отделам коккоидные водоросли. Отношения между эпифитом и хозяином не всегда складываются безразлично для организма, служащего опорой. Это особенно выявляется при массовом развитии эпифитов, когда они почти сплошным слоем обрастают растение. Та же кладофора или аквариумные высшие растения, плотно покрытые талломами эпифитных водорослей, испытывают явное угнетение. Причиной, по-видимому, служит избыточное затенение, нарушающее фотосинтез этих растений.

Более специализированным и сложным типом сожительства двух организмов оказывается эндофитизм (эндосимбиоз), когда водоросль живет полностью или частично внутри другого организма. При этом хозяин не обнаруживает признаков какого-нибудь подавления, а эндофит, используя его тело как жизненное пространство и сохраняя способность самостоятельно питаться, не теряет своей независимости. Эндофит поселяется либо в толще клеточной стенки другой водоросли, либо проникает между клетками, раздвигая их. К первому типу относится *Coleochaete nitellarum*, таллом которой помещается в стенках междоузлий нителлы, и *Endoderma*, поселяющаяся в стенках кладофоры. Ко второму типу принадлежит описанный уже выше хлорохитриум, виды *Anabaena* и *Nostoc*, живущие в воздушных камерах мхов *Anthoceros* и *Blasia*, *Anabaena azollae*, непременно присутствующая в полостях на нижней стороне листьев водного папоротника *Azolla americana*, а также *Nostoc punctiforme*, обитающий в межклетниках *Cycas* и *Zamia*.

С эндофитизмом тесными переходами связан паразитизм. В качестве примеров таких переходов можно взять близкие к хлорохитриуму роды *Phyllobium* и *Rhodochytrium*. Филлобиум поселяется вблизи сосудистых пучков некоторых высших растений (из разных семейств) и проявляет определенные паразитические тенденции. Своеобразные мешковидные выросты, образуемые им на теле хозяина, могут быть истолкованы как приспособления для восприятия питательных материалов из окружающих тканей. Родохитриум, встречающийся на сложноцветных, — уже настоящий паразит, живущий исключительно за счет хозяина, так как из-за отсутствия хлорофилла утерял способность к автотрофному питанию. Другой пример — *Trentepohlia* и *Cephaleuros* (рис. 182, А). Трентеполия рассматривается одновременно и как эпифит, и как эндофит, поскольку глубоко проникает внутрь пробковой ткани коры деревьев. Цефалеурос выступает как промежуточная форма между эндофитами и паразитами. Разрастаясь внутри живых листьев тропических растений, он вызывает отмирание прилегающих к нему тканей растения-хозяина. При этом питание цефалеуроса не исключительно паразитное, так как он сохраняет хлорофилл.

¹ Необходимо заметить, что продолжительность эпифитирования у разных видов неодинакова: у одних она занимает почти весь жизненный цикл, у других — только часть его.

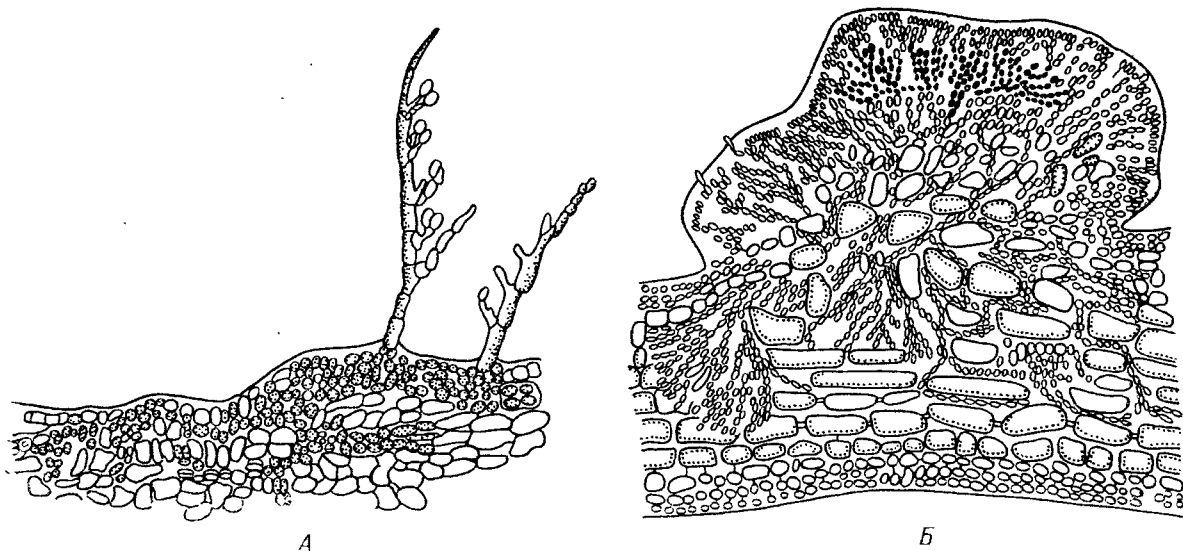


Рис. 182. А — *Cephaeleuros* в листе высшего растения; Б — *Harveyella mirabilis* на *Rhodomela* (мелкоклеточные нити паразита внедряются в ткань хозяина)

Из красных водорослей наиболее совершенный пример паразитизма представляет лишайная хлорофилла *Harveyella mirabilis* (рис. 182, Б), развивающаяся на *Rhodomela* (из красных же водорослей).

В отличие от вышеперечисленных примеров паразитизма эндосимбиозы могут характеризоваться и взаимовыгодными отношениями партнеров, наиболее тесно и длительно связанных друг с другом в едином комплексе. Классическим примером межклеточного эндосимбиоза служат лишайники, представляющие собой настолько прочное и гармоничное биологическое единство, что образуется целостный организм нового типа. В такой кооперации гриб защищает водоросль, а водоросль его кормит, так как сохраняет хлорофилл и способность к фотосинтезу. Правда, не всегда взаимоотношения между грибом и водорослью в лишайнике столь просты и безобидны, особенно для водоросли. Большая часть выгод от такого сожительства находится все-таки на стороне гриба, доминирующего в лишайниковых талломах.

Внутриклеточный эндосимбиоз распространен значительно шире. В качестве симбионтов водоросли могут соединяться с животными — одноклеточными и многоклеточными (инфузориями, радиоляриями, гидрами, губками, некоторыми червями и др.). Сами они принадлежат чаще всего к простейшим зеленым и пиррофитовым водорослям и носят специальное название зоохлорелл (*Zoochlorella*) и зооксантелл (*Zooxanthella*).

В организмы одних видов животных водоросли попадают случайно, с пищей (благодаря голозойному типу питания). Внутри животного некоторые клетки водоросли, которых почему-либо не коснулось переваривание, успевают приспособиться к необычным условиям существования и даже размножаются. В процессе жизнедеятельности они снабжают своего хозяина углеводами. Примером таких в конечном итоге распадающихся симбиозов служат инфузории с зоохлореллами, личинки отдельных видов стрекоз, содержащие в эпителии пище-

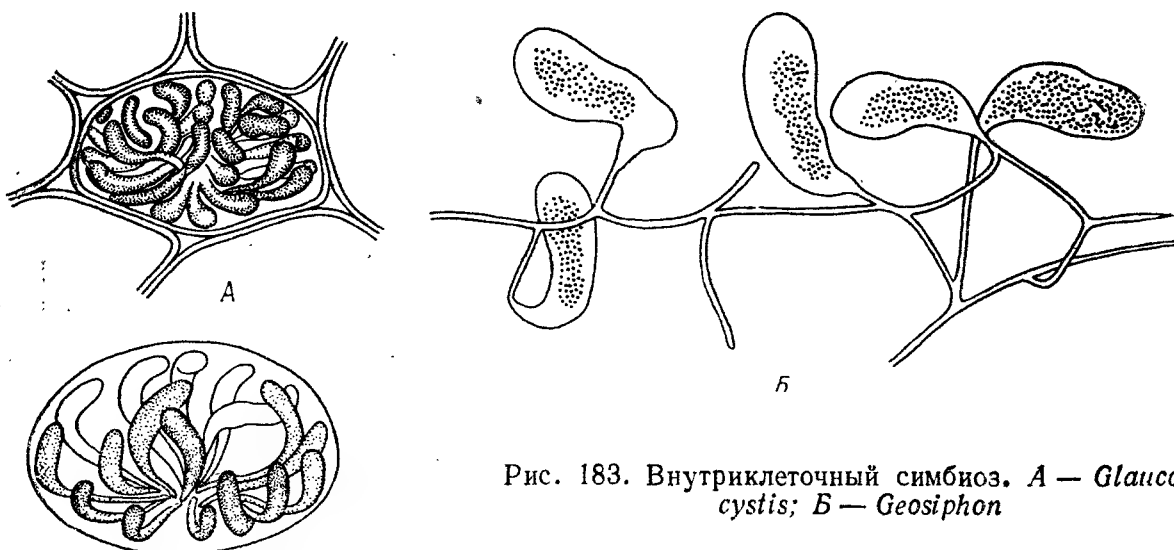


Рис. 183. Внутриклеточный симбиоз. А — *Glaucocystis*; Б — *Geosiphon*

варительного тракта клетки *Euglena gracilis*, ресничный червь конволют (*Convoluta roscoffensis*) с картерией (*Carteria*) и др.

Следующий этап развития симбиотических отношений характеризуется еще более прочными и, главное, продолжительными связями между двумя организмами. Автотрофный компонент в таких комплексах содержится постоянно и при размножении животных передается из поколения в поколение, сохраняясь как вид. В подобных вариантах водоросль приспосабливается к сожительству только с определенными видами животных. Пример такого рода симбиозов — зеленая гидра, обитающая в пресных водоемах. В ней автотроф находит подходящие условия существования, о чем свидетельствует его интенсивное размножение.

Особенно интересны случаи внутриклеточного сожительства у синезеленых водорослей. Они вступают с простейшими и некоторыми другими организмами в своеобразные симбиотические отношения, обозначенные А. Пашером специальным термином синцианоз, при этом комплекс из двух организмов называют цианомом, а синезеленые водоросли в нем — цианеллами.

Наглядными примерами могут быть *Cyanophora paradoxa* и *Glaucocystis nostochinearum* (рис. 183, А). Первый организм был описан как новый вид водоросли в 1924 г., а второй известен с конца прошлого века как одноклеточная форма неопределенного систематического положения. Позднее при детальном исследовании этих организмов обнаружили, что они представляют собой симбиозы: в первом случае — одноклеточной водоросли криптомонады и цианеллы из рода *Chroococcus*, во втором — одноклеточной обесцветившейся формы (близкой к роду *Oocystis*) и палочковидной синезеленой водоросли, которую не удастся точно идентифицировать. Окрашенные в синий цвет внутриклеточные включения, описанные ранее как «хроматофоры», оказались, таким образом, симбиотическими синезелеными водорослями.

Электронно-микроскопическое изучение цианелл (на примере глаукоцистиса) показало, что по своей тонкой организации они мало отличаются от свободноживущих синезеленых водорослей. Однако своеобразие условий жизни внутри другого организма не могло совсем не отразиться на строении симбионтов. Изменения эти касаются клеточных стенок (у внутриклеточного симбионта глаукоцистиса типичных клеточных стенок нет, клетка окружена лишь тонкой мембраной — плазмалеммой) и запасных продуктов (цианеллы их не накапливают, так как необходимое питание получают из клетки хозяина). Относительно функционирования цианелл в составе комплексного организма следует сказать, что они берут на себя роль хлоропластов — «поставщиков» органического вещества, крахмала, откладывающегося, правда, не в них, а в цитоплазме бесцветных клеток хозяина.

Во всем остальном они ведут себя как вполне самостоятельные, автономные организмы. Делятся цианеллы перетяжкой пополам, причем время их деления не связано с периодом размножения хозяина. При делении в каждую автоспору водоросли попадает некоторое количество цианелл, что обеспечивает непрерывность симбиоза. При изоляции водорослей, составляющих цианом, они довольно легко растут и размножаются на искусственных средах.

Аналогичные симбионты имеются у *Geosiphon* и *Rhizosolenia*. Разница с предыдущими примерами в том, что здесь синезеленые водоросли свой облик заметно не меняют и их легко узнать. Это нитчатые формы, близкие к *Nostoc* и *Anabaena*. Геосифон встречается на влажной почве и внешне напоминает маленьких ботридиумов (рис. 183, Б). Таллом его состоит из стелющихся разветвленных нитей (без перегородок) и отходящих от них вверх пузыревидных вздутий, содержащих нити ностока. В таком цианоме, как и в вышеописанных, отсутствие хроматофоров в растении-хозяине компенсируется за счет фотосинтеза синезеленой водоросли. Некоторые виды ризосолении, содержащие в цитоплазме нити анабены, в отличие от геосифона не утрачивают собственных хроматофоров¹.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРосЛЕЙ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Благодаря широкому распространению водоросли имеют большое значение в жизни отдельных биогеоценозов, в круговороте веществ в природе, а также в хозяйственной деятельности человека.

Составляя основную часть растительности водной среды, эти фотосинтетики являются одними из главных поставщиков органического вещества в водоемах. Они представляют собой начальное звено в цепи питания различных гидробионтов, включая и наиболее важных из

¹ Описанные случаи внутриклеточного симбиоза у водорослей и так называемый лишайниковый (внеклеточный) симбиоз представляют большой теоретический интерес. Некоторые из подобных примеров в свое время послужили стимулом для зарождения теории симбиогенеза. В последние годы она вновь получила некоторое распространение на основании сходства в составе и строении отдельных органелл (митохондрий, пластид) с прокариотами.

них — рыб. При этом роль планктонных форм, называемых «микроскопическими лабораториями органического вещества», просто незаменима. Питательная ценность планктона по содержанию белков и жиров не уступает ценности многих пищевых растений.

Обилие в водоемах мельчайших растительных организмов в первую очередь определяет количество его животного населения. Учитывая это обстоятельство, для искусственного рыборазведения выбирают водоемы, богатые фитопланктоном. В случае же недостаточного его развития, например в олиготрофных прудах, применяют органические и минеральные удобрения. При этом продукция планктона обычно сильно возрастает.

В морях, где имеется такое же соотношение между растительным и животным населением, по степени развития фитопланктона нередко ставят прогнозы для рыбного промысла.

Однако чрезмерное изобилие микроскопических растений в водоемах отрицательно сказывается на качестве воды, приобретающей неприятный привкус и запах. Накопление же в ней прижизненных выделений водорослей и ядовитых веществ, образующихся при распаде их клеток, губительно действует на животные организмы. Причиной появления токсичных вод могут быть многие водоросли, вызывающие «цветение» водоемов. Наиболее часты из них виды *Aphanizomenon*, *Microcystis* (синезеленые водоросли), *Prymnesium parvum* (золотистые) и т. д.

При массовом развитии водорослей-обрастателей возникают трудности в водоснабжении, в эксплуатации водного транспорта и различных гидротехнических сооружений.

С другой стороны, водоросли (вольвоксовые, эвгленовые, желто-зеленые, пиррофитовые, диатомеи) вместе с гетеротрофными организмами как активные санитары осуществляют процессы естественного самоочищения сточных и загрязненных вод. Многие виды их являются индикаторами биологического загрязнения и засоления.

Наряду с образованием биомассы постоянно идет обратный процесс — отмирание водорослей. В водоемах оседающий планктон входит в состав детрита, который служит пищей для осмотрофов: бактерий, грибов, актиномицетов, окончательно разрушающих мертвое органическое вещество. В случае развития, например, диатомового планктона — детрит идет не только на питание организмов; ему принадлежит также ведущая роль в осадконакоплениях. Диатомовые, зеленые, золотистые водоросли формируют илы, сапропели и некоторые породы. Так, диатомит на 50—80 % состоит из панцирей диатомей, некоторые известняки сложены в основном из остатков золотистых и харовых водорослей.

Водоросли, живущие в почвах, повышают их плодородие. Особенно ценны в этом отношении азотфиксирующие синезеленые. Те же растения, которые осваивают свежееобнаженные субстраты, скалы, песчаники, участвуют в создании первичного гумуса, в результате чего такие места становятся пригодными для жизни других организмов. На бесплодных участках земной поверхности, как правило, первыми селятся осцилляториевые из синезеленых водорослей. Вместе с бактериями,

грибами и лишайниками им принадлежит роль пионеров растительности.

При определении пригодности свежееобнаженных грунтов промышленных отвалов для последующей биологической рекультивации водоросли используются в качестве биоиндикаторов. Они служат удобными тест-объектами и в случае изучения токсичности почв после внесения гербицидов или попадания других ядов.

Что касается прямого использования водорослей для нужд человека, то на первое место следует поставить красные (*Porphyra*, *Rhodomenia* и др.) и бурые (*Laminaria*, *Alaria*, *Undaria* и др.). Морские макрофиты с древних времен используют в пищу и как корм для скота. Приготовление салатов, супов, острых приправ и кондитерских изделий из этих водорослей особенно популярно на Востоке (Японии и Китае). В этих странах в широких масштабах занимаются искусственным выращиванием морских макрофитов. В приморских районах большинства европейских государств водоросли обычно употребляют для кормления домашних животных.

Водоросли, используемые в пищевых целях, не только питательны, но богаты витаминами и солями иода, брома. В связи с этим добавление их в пищу или применение в виде лекарственных препаратов рекомендуется с целью лечения и профилактики ряда заболеваний. Например, морская капуста назначается при склерозе, расстройстве деятельности щитовидной железы и как слабое слабительное средство.

В гинекологической практике и при лечении ран успешно применяют специально приготовленные тампоны из черешков ламинарии (*Laminaria digitata* и *L. cloustoni*). В этом случае используется свойство сухих водорослей сильно набухать при увлажнении.

Из пресноводных водорослей в пищу идут крупные колонии носток, а также *Spirulina platensis*, издавна употребляемая некоторыми африканскими народностями. В настоящее время в ряде стран налажено массовое культивирование этой водоросли.

Морские водоросли служат сырьем для многих отраслей промышленности. Наиболее важные продукты, получаемые при переработке красных и бурых макрофитов,— агар-агар, или кантен, и альгин. Агар образуется при вываривании талломов красных водорослей и состоит из смеси различных полисахаридов. При комнатной температуре расплавленный агар легко застывает и превращается в плотный студень наподобие животного желатина. Агар выпускается промышленностью в виде тонко размолотого порошка, лент или плиток. Он чрезвычайно широко применяется в пищевой, бумажной, фармацевтической, текстильной и других отраслях. Совершенно незаменим агар в микробиологической практике при культивировании микроорганизмов. В СССР получают агар из анфельции, добываемой в Белом и дальневосточных морях, и агаронид (агар низкого качества) из филофоры, большие запасы которой имеются в Черном море.

Альгин и альгинаты, извлекаемые из бурых водорослей, обладают превосходными клеящими свойствами. Эти вещества добавляют в пищевые продукты, в таблетки при изготовлении лекарственных препаратов, используют при выделке кож, при производстве бумаги и тка-

ней, синтетических волокон, пластмасс, строительных материалов. Из этих соединений делают растворимые нити, используемые в хирургии.

В настоящее время из морских водорослей промышленным путем получают зольные элементы: калий и натрий (соли их используют для удобрений), а также некоторые органические кислоты, маннит, ацетон и ряд других веществ.

В последнее десятилетие большое внимание уделяется вопросам промышленного применения микроскопических водорослей. Особенно важны работы по освоению массовых культур этих растений в условиях искусственного выращивания либо под открытым небом, либо в замкнутых аппаратах. Биомасса микроскопических водорослей используется как дополнительный источник белка и витаминов, для регенерации воздуха в замкнутых экологических системах, например в космических кораблях, а также для получения ценных для промышленности веществ.

Культуры водорослей необходимы и в научно-исследовательской работе. Значение водорослей как объектов исследования в области физиологии, биохимии, генетики, биофизики и общей биологии трудно переоценить. Можно без преувеличения сказать, что многие открытия в биологии в последние десятилетия связаны с изучением именно низших автотрофных растений. Широкую известность среди них получили микроскопические хлорококковые водоросли (*Chlorella*, *Scenedesmus*), а также водоросли с крупными талломами, очень удобными для экспериментирования: харовые (*Chara*, *Nitella*) и бриопсидовые (*Acetabularia*).

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ — МУХОМУСОТА

Отдел объединяет свыше 450 видов бесхлорофилльных организмов, довольно разнообразных по строению и образу жизни. Среди них есть как свободноживущие в почве, на навозе, на разлагающихся растительных остатках и тому подобных субстратах, так и паразиты водорослей, водных грибов и высших водных и наземных растений.

Некоторые из них имеют микроскопически малые размеры и представлены одной ядерной или многоядерной амебоидной клеткой, у других вегетативное тело в виде крупного многоядерного цитоплазменного образования, так называемого плазмодия, достигающего в отдельных случаях даже нескольких десятков сантиметров. У некоторых форм, относимых в этот отдел, развивается не настоящий плазмодий, а псевдоплазмодий, т. е. скопление амеб, не теряющих своей индивидуальности, но ведущих себя как единое целое.

В вегетативной стадии большинство слизевиков, представленных амебоидными клетками, размножается делением этих клеток. Для некоторых слизевиков с плазмодиями показано также, что в течение вегетативной жизни от плазмодиев могут отделяться небольшие участки, далее существующие в виде двужгутиковых зооспор.

В жизненном цикле разных групп слизевиков имеются некоторые особенности. Так, у слизевиков с вегетативными телами в виде свободноживущих плазмодиев в определенный момент развития, зависящий от состояния плазмодия и от условий среды, формируются плодовые тела, содержащие споры, одетые твердой оболочкой. У паразитов таких плодовых тел не образуется и плазмодий распадается на споры в клетках хозяина, служащих им вместилищем.

Зрелые споры в благоприятных условиях прорастают, т. е. из их оболочки выходят (в зависимости от степени влажности субстрата) или зооспоры с двумя гладкими жгутиками неравной длины, или амебы. Те и другие могут размножаться делением, увеличиваясь в количестве, а затем клетки попарно сливаются. Возникает диплоидная клетка, развивающаяся затем в плазмодий. У слизевиков с псевдоплазмодиями полового процесса нет, а псевдоплазмодий образуется в результате агрегации амеб.

Отдел включает следующие классы, различающиеся по степени организации и особенностям циклов развития своих представителей: протостелиевые (*Protosteliomycetes*), миксогастровые, или собственно слизевики (*Muxogasteromycetes*), плазмодиофоровые (*Plasmodiophoromycetes*), акразиевые, или клеточные слизевики (*Acrasiomycetes*).

КЛАСС ПРОТОСТЕЛИЕВЫЕ — PROTOSTELIOMYCETES

Большинство представителей класса обнаружено и описано только в середине нашего столетия, хотя и представляет собой широко распространенные организмы. Они могут быть выделены из отмершей

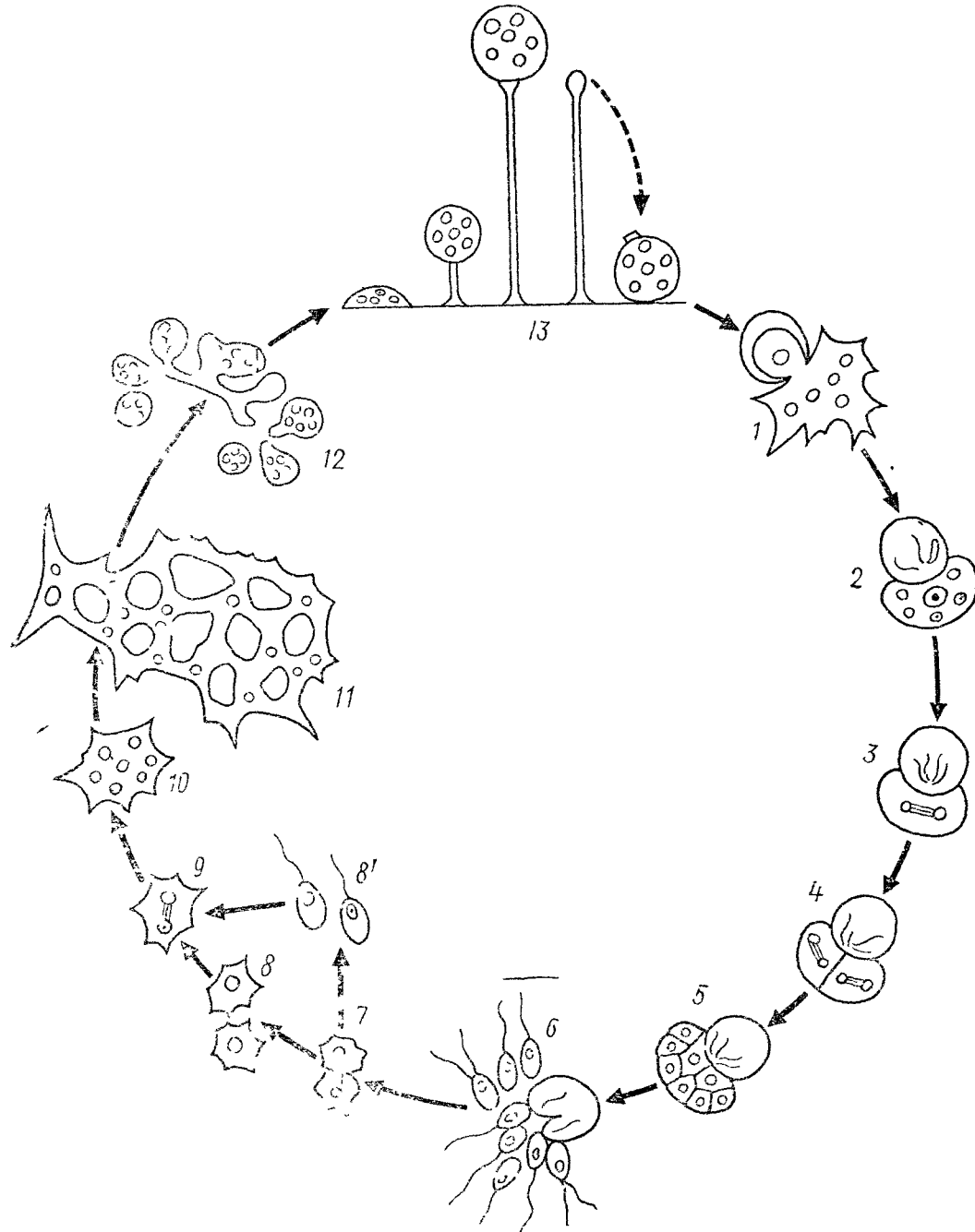


Рис. 184. Схема цикла развития протостелид:

1 — прорастающая спора, 2 — образование цисты, 3—4 — два деления единственного сохранившегося ядра, 5 — третий митоз, 6 — образование зооспор, 7—9 — деление клеток с образованием зооспор (8') или амебидов (8); 10—11 — образование из амебида сетчатого плазмодия, 12 — образование предспоровых клеток, 13 — спорогенез

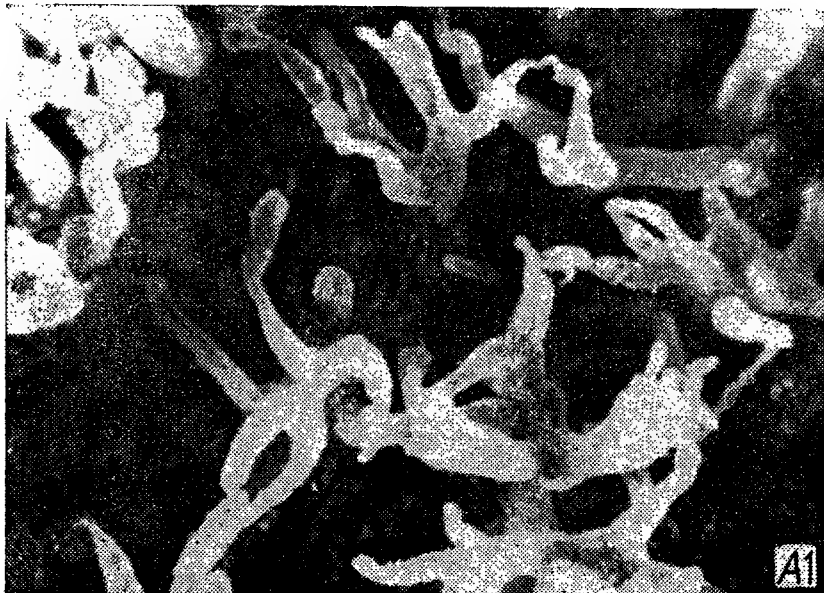
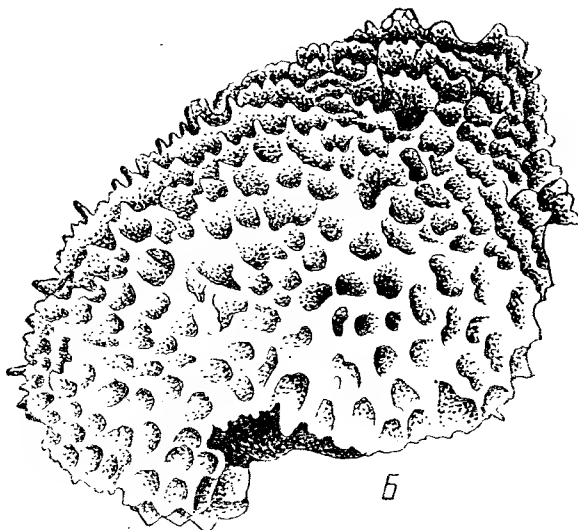
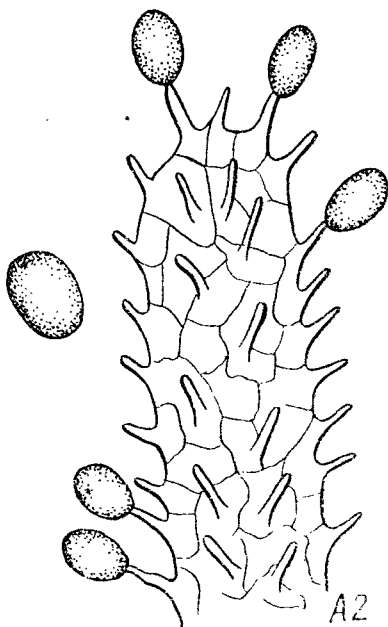


Рис. 185. А — *Ceratomyxa fruticulosa* var. *flexuosa*:

А1 — внешний вид спороношения, А2 — спорангии на ножках, сидящие на рожковидном выросте;

Б — *C. fruticulosa* var. *porioides*, внешний вид спороношения



древесины, коры деревьев, из почвы, особенно богатой гумусом, из навоза, из покровов отмерших, но не отделившихся плодов (коробочек, стручков, ягод и т. п.).

В настоящее время известно около десятка родов и немногим более видов этого класса. Большинство представителей относительно просты по морфологии и характеризуются микроскопически малыми размерами вегетативных тел — амебоидов. Лишь у немногих вегетативное тело представляет собой многоядерный сетчатый плазмодий.

Из амеб (или частей плазмодия у некоторых протостелиевых) образуются плодовые тела — спорокарпы непосредственно на субстрате, а у других — на рожкообразных выростах. Они представляют собой сидящую на тонкой полый ножке головку с одной, двумя или большим

числом спор. Зрелая головка отделяется от ножки, и в подходящих условиях споры освобождаются и прорастают четырьмя — восемью одноядерными подвижными клетками — зооспорами, превращающимися в амeboиды, или непосредственно амeboидами, с которых начинается новый цикл. У видов, имеющих плазмодий, последний развивается из разрастающихся амeboидных клеток (рис. 184).

Наиболее широко известный представитель класса — церациомикса кустарничковая (*Ceratiomyxa fruticulosa*), отличающаяся макроскопическими размерами и высокой степенью морфологического развития. В СССР встречается в двух формах. Плазмодий и спороношения этого слизевика летом можно найти повсеместно, чаще на гнилой древесине, иногда на опавших листьях или на лесной подстилке. Плазмодий имеет вид прозрачной стекловидной, почти белой или желтоватой слизистой массы, иногда с оттенками розового, абрикосового или зеленоватого цвета. Он преобразуется или в пучки поднимающихся вверх и анастомозирующих выростов у одной из форм, или в более компактные образования, напоминающие пчелиные соты у другой. По всей поверхности выростов или ячеек «сот» на тонких полых ножках сидят односпоровые бесцветные спорангии (рис. 185).

По-видимому, протостелиевые в своем происхождении связаны со свободноживущими жгутиковыми (*Flagellatae*), на что указывает существование жгутиковой стадии у некоторых представителей. У бесцветных и окрашенных жгутиковых также наблюдается образование плазмодиев и оно, безусловно, облегчало выход на сушу древним жгутиковым. Развитие спороношений было дальнейшим шагом приспособления к наземной жизни.

КЛАСС МИКСОГАСТРОВЫЕ, ИЛИ СОБСТВЕННО СЛИЗЕВИКИ,— MYXOGASTEROMYCETES

Центральный и самый крупный класс отдела, насчитывающий более 400 видов, обитающих главным образом в лесах в глубине гнилых пней, под корой разлагающихся колод, под опавшими перегнивающими листьями и тому подобных влажных и темных местах, богатых органическими веществами.

Вегетативное тело этих слизевиков представляет собой плазменную массу с большим количеством диплоидных ядер — плазмодий. Размеры плазмодия у разных видов могут быть от нескольких миллиметров (или даже долей миллиметра) до 15—20 см и более. В состав плазмодия входит вода, до 30 % белков, гликоген, масло, пигменты различной природы, окрашивающие плазмодии многих слизевиков в яркие цвета, ферменты, витамины, стеролы и другие органические вещества; некоторые содержат до 30 % извести. Плазмодий поглощает из субстрата растворенные, в том числе органические вещества, активно захватывает амeб, бактерий, мелких беспозвоночных животных, споры грибов, различные твердые пищевые частицы, перемещаясь в на-

правлении к источникам пищи и току воды (положительные трофо-, гидротаксисы и др.¹). Он быстро увеличивается в размерах и в определенный момент развития выползает на свет: на поверхность пней, листьев и т. п., т. е. отрицательный фототаксис сменяется положительным. Здесь плазмодий преобразуется в спороношения, очень разнообразные у слизевиков.

Самый простой тип спороношения представляет собой так называемый плазмодиокарп, развивающийся таким образом, что плазмодий, не меняя формы, покрывается перепончатой или хрящеватой оболочкой (перидием), а находящаяся внутри цитоплазма распадается на споры, одетые твердой оболочкой. У некоторых слизевиков известен только такой тип спороношения, у большинства же (иногда наряду с ним) формируются многочисленные одиночные спорокарпы, одетые перидием, сидячие или на ножках. У некоторых слизевиков такие спороношения (спорокарпы) сливаются на ранних стадиях развития, одеваясь общей оболочкой. Эти образования называются *эталлиями*. Тип спороношения часто зависит от внешних условий: виды со спорокарпами на ножках могут развивать сидячие спорокарпы или, наоборот, ножка сильно удлиняется; виды, формирующие отдельные спорокарпы, могут дать плазмодиокарпы и т. д.

Перидий зрелого спороношения вскрывается, и споры свободно рассеиваются. У большинства слизевиков этому способствуют находящиеся в спороношении особые нити — *капиллиций*, несущие на поверхности утолщения в виде спиралей, колец, полуколец, шипиков и т. п. и потому способные к гигроскопическим движениям.

При благоприятных условиях спора прорастает, образуя или от одной до нескольких зооспор с двумя гладкими, но разными по величине жгутиками на переднем конце, или миксамебы, которые в присутствии капельножидкой влаги могут вырабатывать жгутики и превращаться в зооспоры. При развитии спор из плазмодия или при прорастании спор ядра редуccionно делятся. Количество зооспор и миксамеб может увеличиваться за счет их продольного деления. Зооспоры или миксамебы попарно копулируют, образуя диплоидную миксамебу. Количество ядер в ней увеличивается за счет серии митотических делений диплоидного ядра, таким образом снова возникает плазмодий. Известно также, что диплоидные плазмодии могут сливаться друг с другом, как и с гаплоидными миксамебами (плазмогамия). Это обеспечивает разнокачественность ядер (*гетерокариоз*) и возможность парасексуального процесса.

Поразительная черта слизевиков этой группы — их пластичность и приспособленность к неблагоприятным условиям среды. Так, при наступлении больших морозов, отсутствии пищи, высоком осмотическом давлении, низких значениях pH, сублетальных дозах тяжелых металлов и т. п. плазмодий преобразуется в утолщенную твердеющую массу — *склероций*, который сохраняет жизнеспособность в течение не

¹ По некоторым данным, плазмодий на этой стадии развития отделяет участки своего тела, превращающиеся в двужгутиковые зооспоры, что можно рассматривать как форму бесполого размножения.

одного десятка лет. Так же долго могут сохраняться, не прорастая, споры. Если условия жизни стали неподходящими на стадии зооспор или миксамеб, то они могут инцистироваться, а затем снова прорасти.

Около 40 представителей этого класса удастся культивировать и в условиях лаборатории наблюдать полный цикл их развития. Поэтому миксогастровые успешно используются как удобные объекты или модели для биохимических, биофизических, физиологических, цитологических, генетических и других исследований.

Класс миксогастровые примыкает к классу протостелиевых и может рассматриваться как дальнейшая ступень их прогрессивной эволюции. На это указывают в первую очередь одинаковые особенности зооспор (наличие двух гладких жгутиков неравной длины) и, кроме того, сходство вегетативных тел и спороношений, хотя и более совершенных у истинных слизевиков.

Главнейшие порядки класса — лицевые (Liciales), трихиевые (Trichiales), физаровые (Physarales), стемонитовые (Stemonitales).

Порядок лицевые — Liciales

Для представителей порядка характерно отсутствие настоящего капиллиция в спороношении.

Наиболее известный, широко распространенный и ранее других описанный слизевик — ликогала древесинная (*Lycogala epidendrum*).

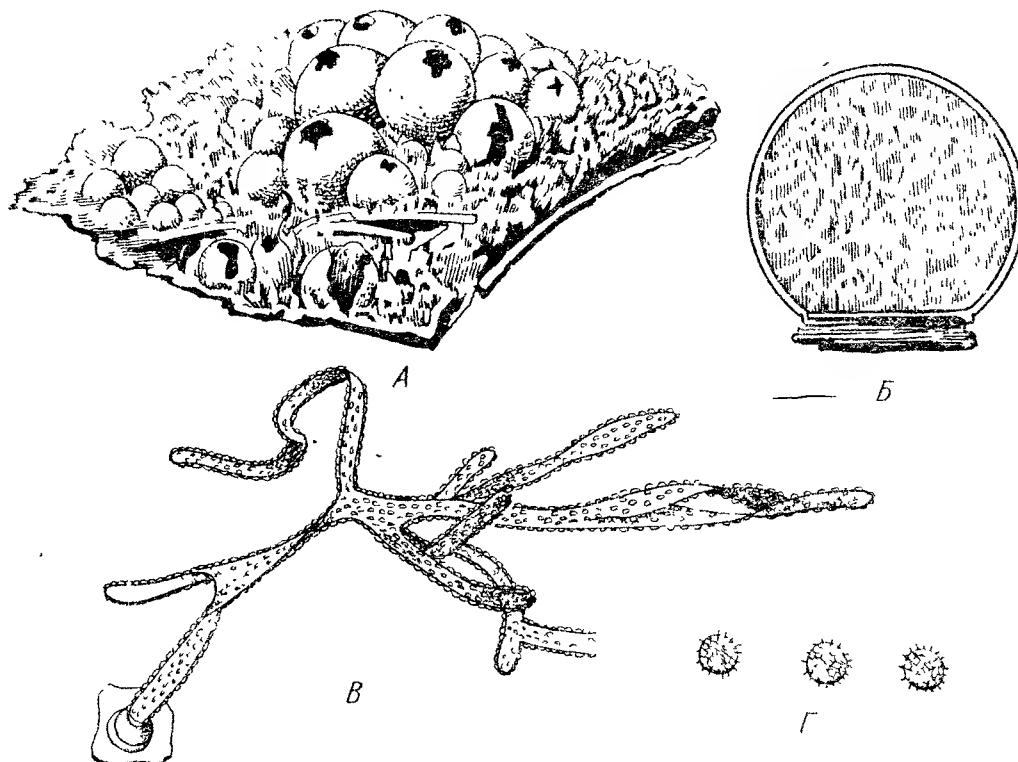


Рис. 186. *Lycogala*. А — эталии; Б — зрелый эталий в разрезе; В — нить псевдокапиллиция; Г — споры

Встречается повсеместно, чаще всего на пнях, мертвой древесине. Плазмодий имеет кораллово-красную окраску. Из него формируются круглые сидячие, образующиеся большими группами эталии размером с горошину и крупнее (до 1,5 см в диаметре). Вначале они окрашены так же, как плазмодий, перидий у них гладкий, а внутри они наполнены слизистым содержимым такого же кораллово-розового цвета. Народное название этого слизевика — «волчье вымя». При созревании эталии буреют, перидий их становится тонким и покрывается мельчайшими бородавочками. Сверху эталия образует отверстие, из которого при малейшем толчке вылетают споры. В таком виде эталии ликогалы очень похожи на грибы-дождевики, только очень мелкие (рис. 186).

Внутри эталия кроме спор имеется псевдокапиллий в виде утолщенных ветвящихся нитей с поперечными складками на поверхности.

Порядок трихиевые — *Trichiales*

Представители порядка, так же как и ликогала, чаще всего встречаются на древесине. У всех видов есть настоящий капиллий, характерный для каждого рода. Наиболее известный род трихия (*Trichia*). Виды рода имеют цилиндрические или овальные спороношения 1—2 мм высотой, сидячие или на ножках, обычно располагающиеся тесными группами. Окраска перидия, спор и капиллия чаще желтая с разными оттенками. При созревании спороношения перидий на вершине разрывается и нити капиллия выступают из отверстия в виде хохолка, разбрасывая массу спор (рис. 187). Нити капиллия обычно свободные, не прикрепленные, имеют заостренные кончики и по всей длине несут спиральные лентообразные утолщения.

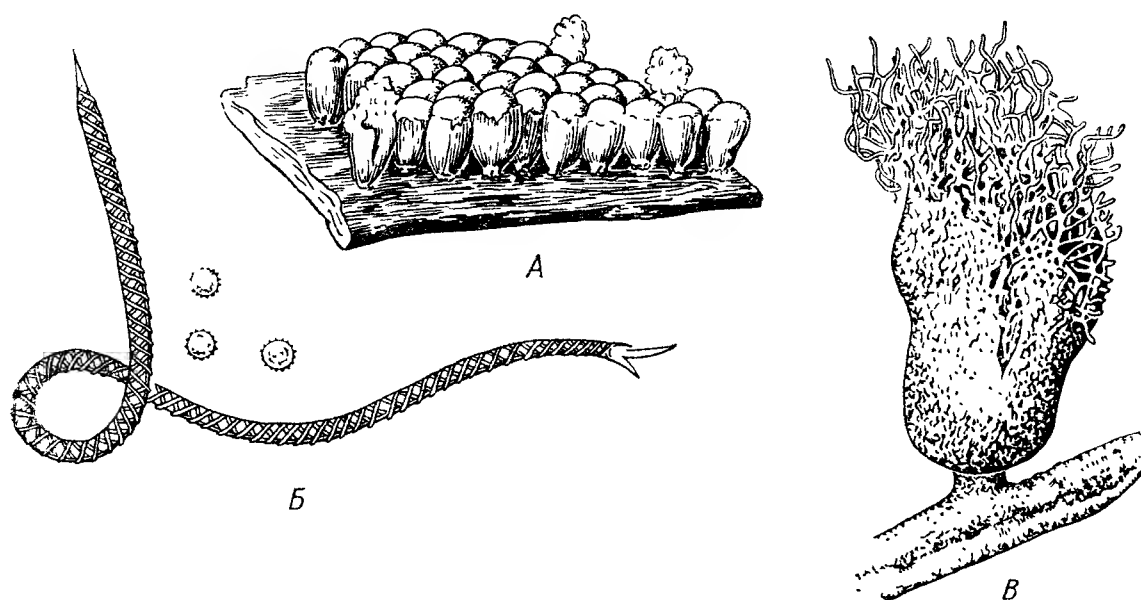


Рис. 187. *Trichia*. А — группа спорангиев; Б — нить капиллия и споры; В — раскрывшийся спорангий

Порядок физаровые — Physarales

Порядок самый большой по числу видов. На поверхности перидия, капиллиция и на ножках спороношения имеются аморфные гранулы или кристаллы извести.

Виды физарум (*Physarum*), которые встречаются на разных субстратах, включая и живые растения, отличаются очень широкой амплитудой изменчивости. Обычный и широко распространенный вид — физарум пепельный (*P. cinereum*, рис. 188, А). Плазмодий его обычно белый, но перед образованием спороношения желтеющий. Спорангии сидячие, собранные помногу, 0,3—0,5 мм шириной, округлые, продолговатые или сливающиеся в короткие извилистые плазмодиокарпии. Перидий имеет белую или пепельно-серую окраску и покрыт сплошь или местами крупинками извести. При созревании перидий разрывается щелью, обнажая капиллиций, также несущий известь на поверхности, и темную, иногда почти черную массу спор. Описаны случаи массового появления этого слизевика на газонах и гибели при этом травянистых растений и проростков древесных пород.

Другой очень популярный вид этого рода — физарум многоглавый (*P. polycephalum*). Его вначале бесцветный, затем ярко-желтый или зеленовато-желтый плазмодий иногда встречается на грибах с мясистыми плодовыми телами, покрывая нижнюю сторону шляпок (трубочки или пластинки) и поглощая споры и сочные части шляпок.

Спорангии сидят на длинных извилистых ножках, плотно прижатые друг к другу (по 3—10). Окраска их желтая, желтовато-серая или серая. Иногда они сливаются, и тогда все спороношение становится похожим на маленькие сморчки (рис. 188, Б).

Плазмодий *P. polycephalum* легко выращивается в лабораторных условиях, что сделало этот вид объектом интенсивного и всестороннего изучения.

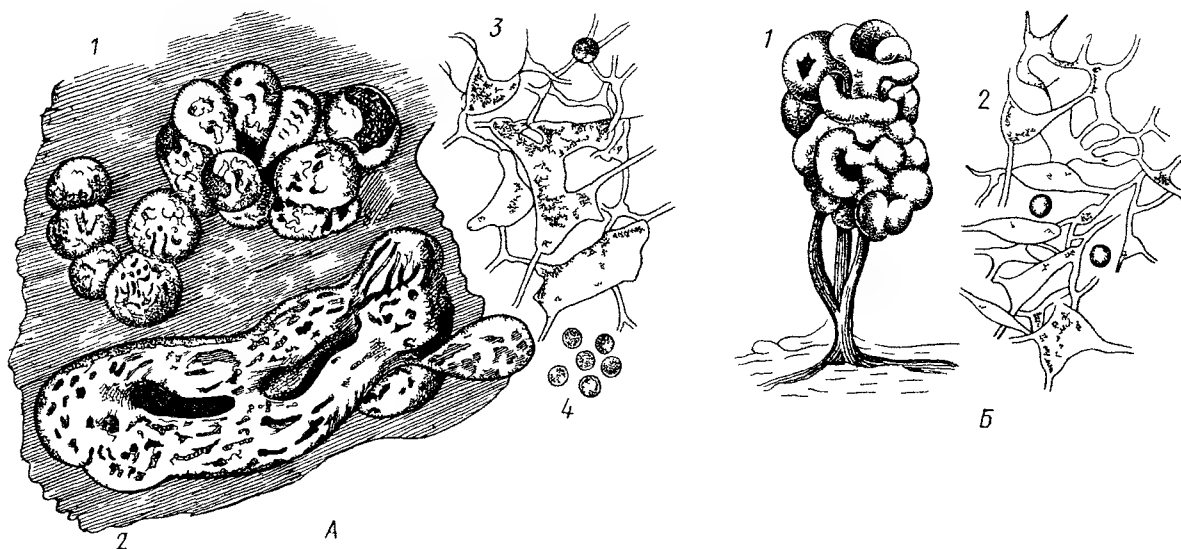


Рис. 188. А — *Physarum cinereum*:

1, 2 — внешний вид спороношения (спорокарпа и плазмодиокарпа), 3 — капиллиций, 4 — споры;

Б — *P. polycephalum*:

1 — внешний вид спороношения, 2 — капиллиций и споры

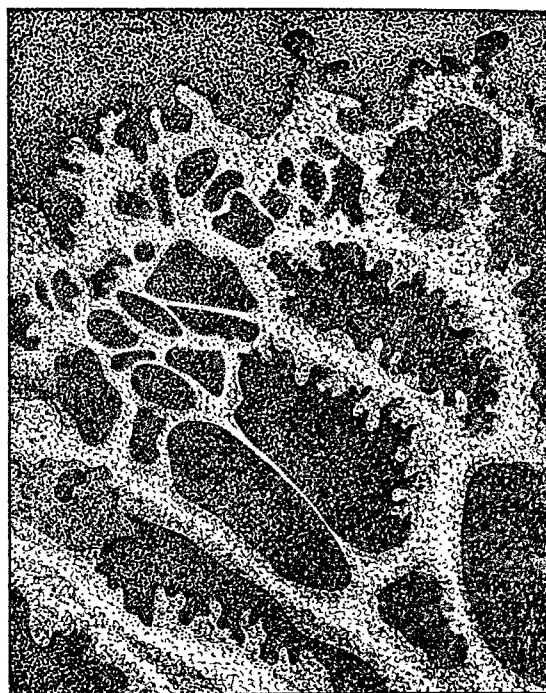
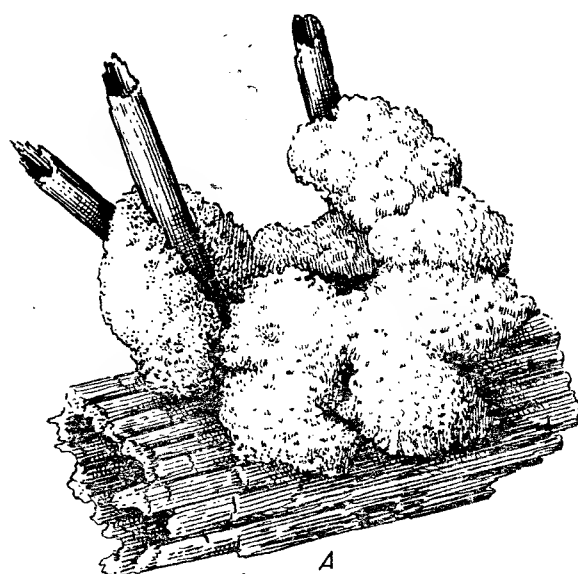


Рис. 189. *Fuligo septica*. А — общий вид плазмодия; Б — часть плазмодия под микроскопом

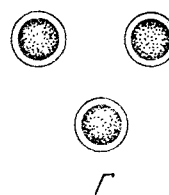
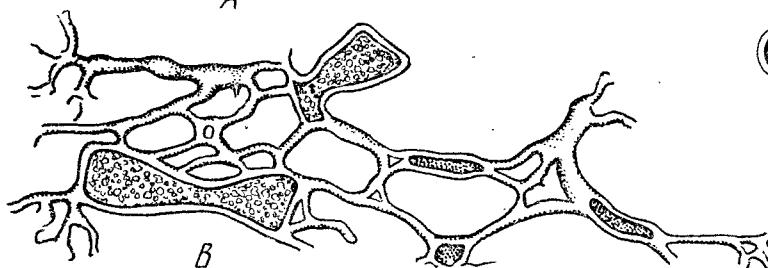
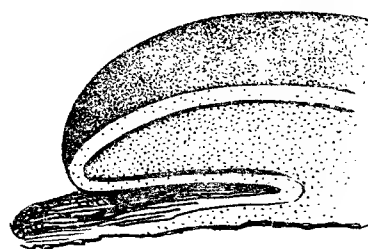
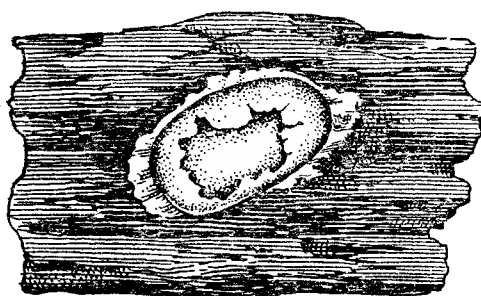


Рис. 190. *Fuligo septica*. А — эталлий; Б — часть эталия в разрезе; В — капиллий, Г — споры

Особенно объемистый, пышный и яркий (желтый) плазмодий у фулиго распадающегося (*Fuligo septica*), размеры которого достигают иногда нескольких десятков сантиметров. Он образует крупные подушковидные эталии до 20 см длины и 1—5 см толщины. Они бывают от белой, желтой до тускло-красной и почти коричневой окраски. Пе-

ридий содержит много извести и потому очень хрупкий, при созревании отслаивается целыми кусками, обнажая почти черную массу спор (рис. 189, 190).

Порядок стемонитовые — *Stemonitales*

Плазмодий очень нежный, прозрачный. Спороношение или в виде отдельных спорангиев, или эталий. Пленчатый, быстро исчезающий перидий, как и капиллиций, не содержит извести. Наиболее распространены виды рода стемонитис (*Stemonitis*), встречающиеся на гнилой древесине, отмерших ветвях, засохших листьях и других субстратах. Их спороношения, расположенные тесными группами, очень рано утрачивают перидий и напоминают крошечные изящные перышки темно-коричневого цвета 5—15 мм высотой. Каждый спорангий сидит на длинной тонкой ножке, которая продолжается почти до конца спорангия, образуя так называемую колумеллу, или колонку. К ней прикрепляется капиллиций, состоящий из темных веточек, сплетающихся в нежную сеточку, тянущуюся вдоль всей колумеллы, коричневую от массы спор (рис. 191).

КЛАСС ПЛАЗМОДИОФОРОВЫЕ — *PLASMODIOPHOROMYCETES*

Представители класса — внутриклеточные паразиты. В отличие от свободноживущих слизевиков они не образуют никаких специальных спороношений, а споры развиваются из плазмодия прямо внутри клетки хозяина.

Наиболее известный представитель — возбудитель килы капусты и других крестоцветных — плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*). Пораженные корни растения имеют ненормальный, уродливый вид, который придают им объемистые опухоли (рис. 192, А). Заболевание очень вредно, так как при заражении капустной рассады кочаны могут совсем не образоваться, а при заражении взрослых растений они недоразвиваются. На срезах корней больных растений в клетках коровой паренхимы видны или небольшие плазменные комочки — миксамебы, или плазмодии, часто заполняющие весь объем клетки. На поздних стадиях развития болезни плазмодий распадается на массу мелких круглых спор (рис. 192, Б, В). Зараженные клетки паренхимы корня по размеру больше здоровых и расположены группами. Причина этого в том, что паразит, находясь в клетке, вызывает увеличение размеров клеток (гипертрофию) и усиленное их деление (гиперплазию), при котором паразит оказывается и в дочерних клетках. За счет таких реакций клеток на заражение и разви-

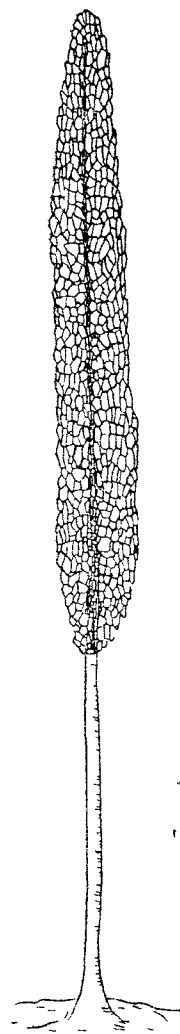


Рис. 191. *Stemonitis*. Капиллиций

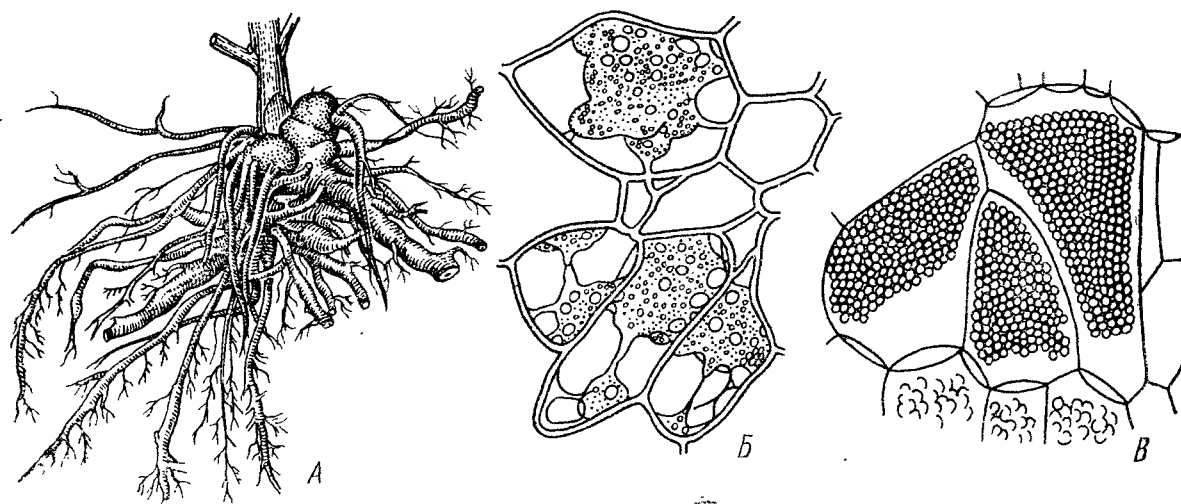


Рис. 192. *Plasmidiophora brassicae*. А — кила на корнях капусты; Б — клетки растения с плазмодием паразита; В — клетки растения со спорами паразита

ваются опухолевые разрастания корней. Более тонкий механизм образования опухоли заключается в нарушении синтеза фенольных и индольных соединений в растении под влиянием паразита.

При гниении корней споры попадают в почву. Их распространению в почве способствуют животные (дождевые черви, насекомые), токи воды (дождь, полив), деятельность человека, например перенос земли со спорами на орудиях обработки почвы, и т. п. В почве споры могут годами сохраняться, не теряя способности к прорастанию. При подходящих условиях влажности и температуры и при стимулирующем действии корневых выделений растений-хозяев споры прорастают. Образующиеся из них зооспоры, или миксамебы, заражают новые растения главным образом через корневые волоски. В клетке корневого волоска происходит слияние миксамеб (плазмогамия), ведущее к формированию первичного плазмодия с гаплоидными ядрами, число которых несколько увеличивается за счет митотических делений. Из такого плазмодия развиваются гаметангии или зооспорангии и в них — зооспоры (или гаметы), выходящие из корневого волоска в почву. Они попарно сливаются (без слияния ядер). Образовавшаяся двухъядерная клетка заражает корень капусты и дает начало новым, более крупным вторичным плазмодиям. В них многочисленные ядра, образующиеся в результате митотических делений, попарно сливаются, затем следует редукционное деление диплоидных ядер и плазмодий распадается на споры. Таким образом, часть цикла развития паразита осуществляется в корневых волосках, часть — в почве, а еще одна часть — в клетках корня (рис. 193). Необходимо отметить, что зооспоры плазмодиофоры, как и зооспоры истинных слизевиков, имеют два гладких жгутика неравной длины.

Впервые капустную килу тщательно изучил М. С. Воронин (1878). Он установил причину заболевания, описал в главных чертах цикл

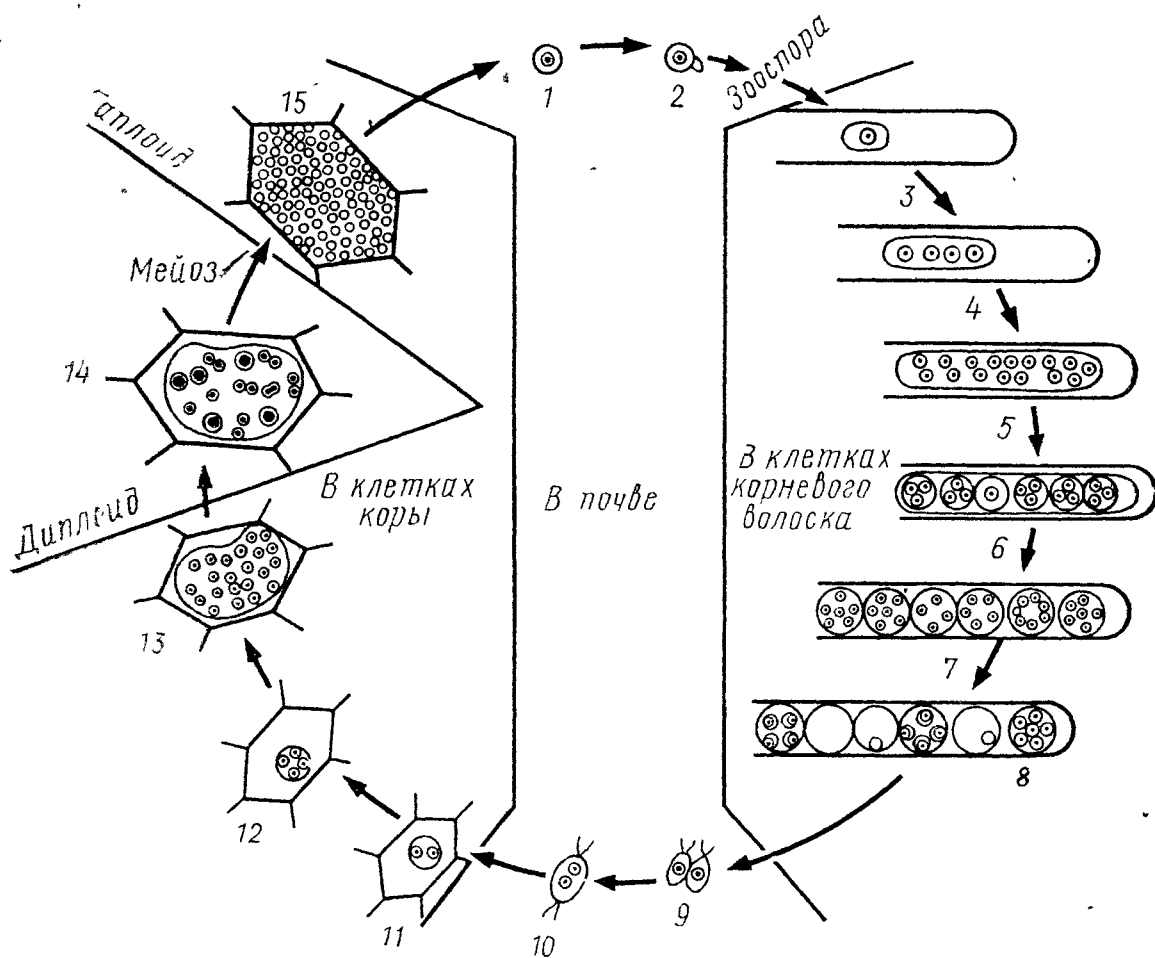


Рис. 193. Схема предполагаемого цикла развития *Plasmodiophora brassicae* (по В. В. Мазину и Е. П. Проценко)

Первичная стадия: 1 — спора, 2 — прорастание споры, 3 — зараженный корневой волосок, содержащий одноядерный первичный плазмодий, 4 — синхронное митотическое деление ядер первичного плазмодия, 5 — многоядерный первичный плазмодий, 6 — дробление на зооспорангии, 7 — митоз ядер зооспорангиев, 8 — дробление цитоплазмы на одноядерные зооспоры, которые освобождаются через пору, 9 — свободные зооспоры, 10 — плазмогамия.

Вторичная стадия: 11 — двухъядерный вторичный плазмодий, 12 — митотическое деление ядер плазмодия, 13 — многоядерный вторичный плазмодий, 14 — кариогамия во вторичном плазмодии; 15 — дробление цитоплазмы плазмодия на гаплондные покоящиеся споры

развития паразита и предложил меры борьбы с ним, а также указал на его способность заражать другие растения из семейства крестоцветных.

Другой представитель этого класса, имеющий важное практическое значение, — возбудитель порошистой парши картофеля (рис. 194, А) — спонгоспора (*Spongospora solani*). Многоядерные плазмодии спонгоспоры развиваются в периферических клетках клубня и образуют затем губчатые комочки плотно спаянных спор (рис. 194, Б). Пораженный клубень покрыт язвочками с коричневым порошистым содержимым, состоящим из скоплений этих комочков. Иногда развивается корневая форма в виде небольших белых желвачков, темнеющих и затем распадающихся. Кроме картофеля поражаются томаты и другие виды пасленовых. Имеются и другие роды, представители которых

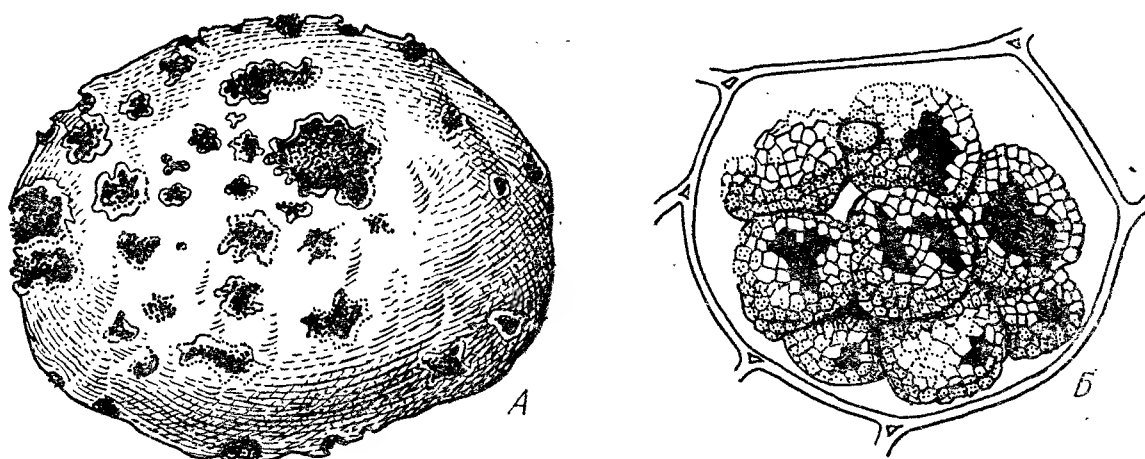


Рис. 194. *Spongospora solani*. А — парша на клубнях картофеля; Б — губчатые комочки из спор в клетке клубня

паразитируют в клетках водорослей (*Chara*), некоторых водных грибов, наземных растений.

Филогенетические связи представителей этого класса еще недостаточно ясны. Некоторые ученые сближают их с простейшими животными; другие, основываясь на чертах сходства в их строении и развитии с примитивными грибами — внутриклеточными паразитами, относят их к грибам; третьи, исходя из особенностей жгутиковых стадий, сближают их со слизевиками, считая этот класс уклонившейся ветвью развития слизевиков, изменения в которой, в частности утрата соответствующих спороношений, произошли в результате паразитического образа жизни. При этом общие черты с некоторыми примитивными грибами следует рассматривать как конвергенцию под влиянием сходных условий существования.

КЛАСС КЛЕТОЧНЫЕ СЛИЗЕВИКИ, ИЛИ АКРАЗИЕВЫЕ, — ACRASIOMYCETES

Представители класса, небольшого по числу видов (несколько более двух десятков), обитают на гниющих растительных остатках, на навозе, в почве. Вегетативная стадия представлена свободноживущими одноядерными амебами, питающимися фаготрофно и размножающимися делением. По исчерпанию запасов пищи амебы сползаются (стадия агрегации), но полностью не сливаются (хотя в центре скопления возможны плазменные связи между ними), образуя псевдоплазмодий. У многих представителей псевдоплазмодий перемещается (стадия миграции), постепенно формируя спороношение в виде головки из спор, сидящей на ножке (стадия кульминации). Из спор снова выходят амебы (рис. 195).

Наиболее известный представитель — диктиостелиум (*Dictyoste-*

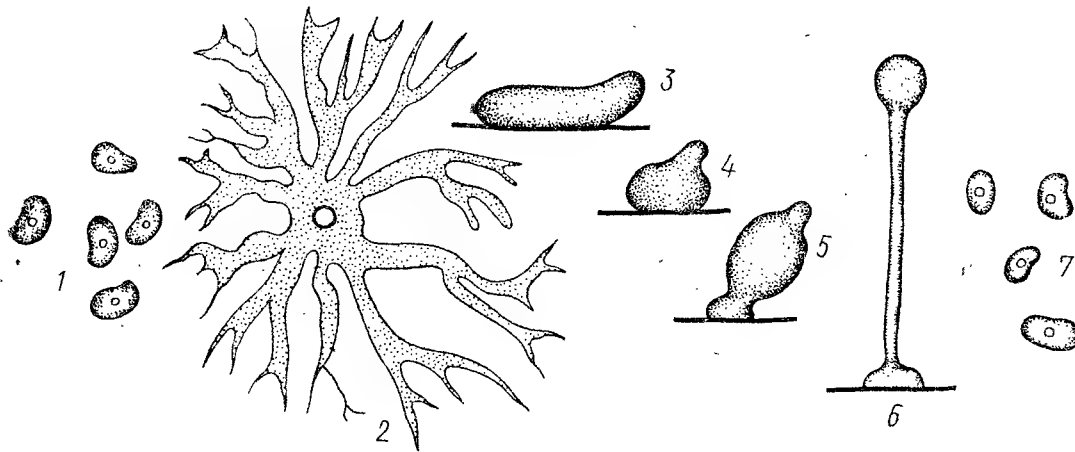


Рис. 195. Схема цикла развития *Dictyostelium discoideum*:

1 — амебы, 2 — псевдоплазмодий, 3—5 — миграция псевдоплазмодия и формирование спорония, 6 — спороний, 7 — амеба

*ium discoideum*¹⁾). Его нежная прозрачная шаровидная головка из спор, одетых целлюлозной оболочкой, диаметром 0,2—0,3 мм сидит на прямой беловатой или желтоватой ножке длиной 3—8 мм. Он хорошо развивается в культуре (на агаризованном сенном отваре с кишечной палочкой в качестве источника пищи) и проходит весь цикл развития за 3—4 дня. Это обстоятельство сделало его одним из любимых объектов экспериментальных исследований (выяснение механизмов различных стадий онтогенеза, дифференциации, таксисов, возникновения гетерокариоза при агрегации миксамеб и др.).

Можно предположить филогенетическую связь акразиевых с протостелиевыми или со свободноживущими почвенными амебами.

¹ Некоторые ученые выделяют *D. discoideum* из акразиевых, считая типичным для последних отсутствие полости в ножке спорония.

ОТДЕЛ ГРИБЫ — МУСОТА

Общая характеристика

Грибы — обширная группа организмов, включающая около 100 000 видов.

В нее входят классы хитридиомицеты — Chytridiomycetes, гифохитриомицеты — Hyphochytridiomycetes, оомицеты — Oomycetes, зигомицеты — Zygomycetes, аскомицеты — Ascomycetes, базидиомицеты — Basidiomycetes и дейтеромицеты, или несовершенные грибы — Deuteromycetes.

При традиционном делении живых организмов на царства животных и растений грибы относили к растениям. Хотя грибы существенно отличаются от растений неспособностью к фотосинтезу и соответственно гетеротрофным способом питания, их объединяли на основе таких черт сходства, как хорошо выраженная клеточная стенка, абсорбция питательных веществ из растворов, отсутствие большей частью подвижности в вегетативном состоянии. Однако гетеротрофный способ питания накладывает отпечаток на характер обмена у грибов. По таким признакам, как присутствие в обмене мочевины, образование в качестве запасного продукта гликогена, а не крахмала, а также содержание хитина грибы сходны с животными. Большинство грибов отличается от растений и по такому признаку, как путь синтеза лизина. Если у всех растений синтез этой аминокислоты идет через диаминопимелиновую кислоту, у большинства грибов он происходит при участии амниoadипиновой кислоты.

Сейчас все более распространяется взгляд на грибы как на самостоятельное царство эукариотных организмов, коренным образом отличающихся от растений и животных. Царство грибов характеризуется следующими признаками: образование хорошо выраженной клеточной стенки; абсорбтивное питание; размножение спорами; неподвижность в вегетативном состоянии и неограниченный рост; первично гетеротрофный способ питания; запасной продукт — гликоген.

Выделение грибов в качестве самостоятельного царства косвенно подтверждается данными по сравнительному изучению цитохромов С у разных групп организмов. Эти исследования показывают, что грибы — древняя группа, существовавшая еще до расхождения растений и животных.

Грибы имеют полифилетическое происхождение: их группы произошли независимо от разных групп бесцветных жгутиковых или теряющих жгутики амебоидных флагеллят. Для некоторых групп грибов предполагается происхождение от водорослей. Ввиду скудости ископаемых остатков древних грибов для доказательства их происхождения от тех или иных групп организмов используют такие признаки ныне живущих грибов, как строение жгутиковых стадий, химизм клеточной стенки, характер некоторых путей обмена веществ и др.

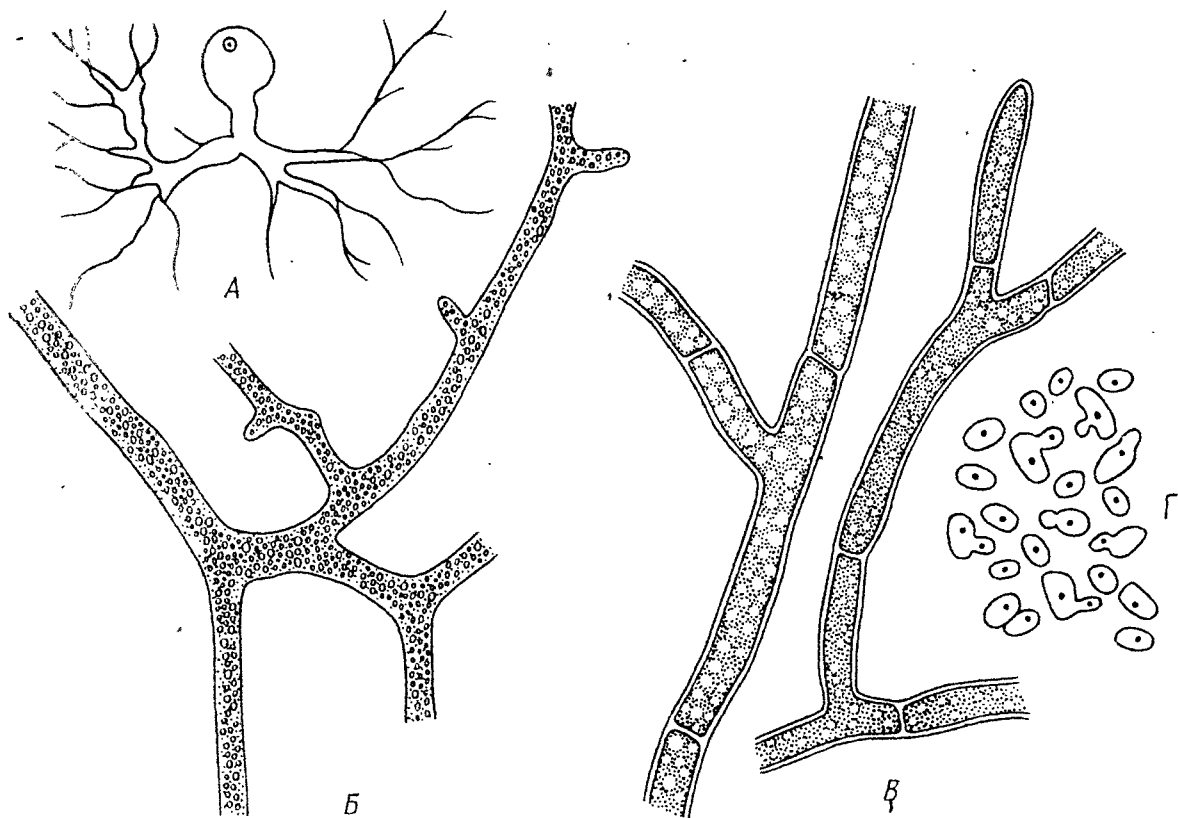


Рис. 196. Вегетативное тело грибов. А — одноклеточный таллом с ризомицелием; Б — неклеточный мицелий; В — клеточный мицелий; Г — почкующиеся клетки

Вегетативное тело большинства грибов представляет собой мицелий, состоящий из ветвящихся нитей — гиф с апикальным (верхушечным) ростом и боковым ветвлением. Мицелий пронизывает субстрат и всей поверхностью поглощает из него питательные вещества (субстратный мицелий), а также располагается на его поверхности и может подниматься над субстратом (поверхностный и воздушный мицелий). На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения.

Различают неклеточный, или ценоцитический мицелий, лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер (рис. 196, Б), и клеточный, или септированный мицелий, разделенный перегородками — септами на отдельные клетки, содержащие от одного до многих ядер (рис. 196, В). Для представителей классов хитридиомицетов, оомицетов, гифохитриомицетов и зигомицетов, условно называемых низшими грибами, характерен неклеточный мицелий. У всех высших грибов — аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов — мицелий клеточный, с настоящими септами, образующимися упорядоченно, синхронно делению ядер. Септы иногда находят и у низших грибов: они отделяют репродуктивные органы и поврежденные участки гиф.

Септа развивается центрипетально, т. е. от стенки гифы к ее центру. В центре септы остается пора, через которую перемещаются питательные вещества, а также клеточные органеллы. Строение септы у разных

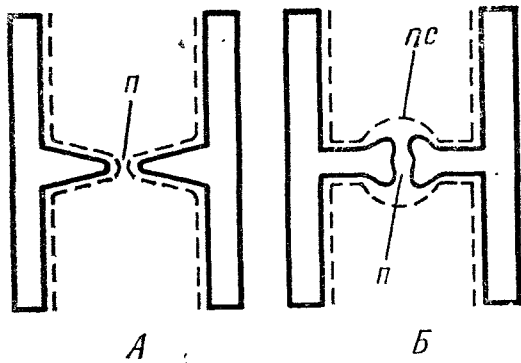


Рис. 197. Строение септ (перегородок) у грибов. А — простая септа аскомицетов; Б — долипоровая септа базидиомицетов:

nc — парентомы, n — пора

групп грибов неодинаково. У аскомицетов и некоторых базидиомицетов образуется простая септа с порой в центре (рис. 197, А). Большинству базидиомицетов свойственна так называемая долипоровая септа, имеющая трубчатое расширение у поры. С обеих сторон пора прикрыта мембранными структурами, называемыми парентосомами или поровыми колпачками (рис. 197, Б).

У некоторых грибов, например дрожжей, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками (рис. 196, Г). Если такие почкующиеся

клетки не расходятся, образуется псевдомицелий.

Некоторые примитивные грибы имеют одноклеточный таллом, иногда лишенный клеточной стенки. Одноклеточные талломы грибов часто развивают ризомицелий — разветвленные нитевидные структуры, лишенные ядер (рис. 196, А).

При формировании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы грибов плотно переплетаются, образуя ложную ткань — плектенхиму. По происхождению она отличается от настоящей ткани, возникающей в результате деления клеток в трех направлениях. Настоящие ткани у грибов встречаются довольно редко. Тканевое строение имеют, например, талломы лабульбениевых — *Laboulbeniales* из класса аскомицеты.

У многих грибов гифы соединяются параллельно в мицелиальные тяжи, выполняющие проводящие функции. Хорошо развитые и дифференцированные мицелиальные тяжи называют ризоморфами. Они известны, например, у опенка осеннего. Ризоморфы нередко достигают нескольких метров длины. Гифы их наружных слоев имеют утолщенные, часто темноокрашенные стенки и выполняют защитную функцию, а внутренние гифы — проводящую.

Другой тип видоизменений мицелия представляют широко распространенные у многих групп грибов склероции — плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий. Клетки склероциев богаты запасными питательными веществами. Часто склероции дифференцированы на кору — наружные слои клеток, обычно толстостенных и темноокрашенных, и внутреннюю часть, состоящую из тонкостенных светлоокрашенных клеток.

Клетка большинства грибов имеет хорошо выраженную клеточную стенку обычно около 0,2 мкм толщиной. В ней хорошо различимы слои. Наружный слой клеточной стенки часто аморфный, а внутренний представляет гомогенный матрикс с погруженными в него и определенным образом ориентированными микрофибриллами. Нередко клеточная стенка грибов имеет более сложное строение. Так, у нейроспоры — *Neurospora* она состоит из четырех хорошо дифференцированных слоев.

Клеточная стенка грибов содержит до 80—90 % полисахаридов, связанных с белками и липидами. Кроме того, в ее состав входят полифосфаты, пигменты, например меланины, и другие вещества. Микрофибриллярные скелетные компоненты клеточной стенки состоят из хитина или целлюлозы. У многих дрожжей скелетная часть стенки состоит из глюканов, отличных от целлюлозы. Аморфный матрикс образован преимущественно глюканами с разными типами связей.

Состав полисахаридов клеточной стенки характерен для представителей крупных таксономических групп грибов. У грибов из классов хитридиомицеты, аскомицеты, базидиомицеты и дейтеромицеты в клеточных стенках содержатся хитин и глюканы. По этому признаку зигомицеты резко отличаются от перечисленных классов: клеточные стенки их мицелия содержат хитозан — полимер D-глюкозамина, но в них отсутствуют глюканы. Обособленное положение занимают оомицеты: в их клеточных стенках обнаружены глюканы и целлюлоза. Клеточные стенки гифохитриомицетов содержат целлюлозу и хитин. У грибов с дрожжеподобным ростом, независимо от их систематического положения количество хитина в клеточных стенках снижено, но содержатся маннаны — полимеры маннозы.

В цитоплазме клеток грибов хорошо различимы рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи и ядра (рис. 198). Протопласт грибов окружен цитоплазматической мембраной — плазмалеммой. Между клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной грибов располагаются ломасомы — мембранные структуры, имеющие вид многочисленных пузырьков. В зависимости от происхождения различают настоящие ломасомы и плазмалеммасы. Последние представляют собой производное плазмалеммы.

На границе между цитоплазмой и вакуолью также расположена мембрана — тонопласт. Между тонопластом и плазмалеммой находится внутренняя мембранная система — эндоплазматическая сеть.

В зоне роста гифы эндоплазматическая сеть образует многочислен-

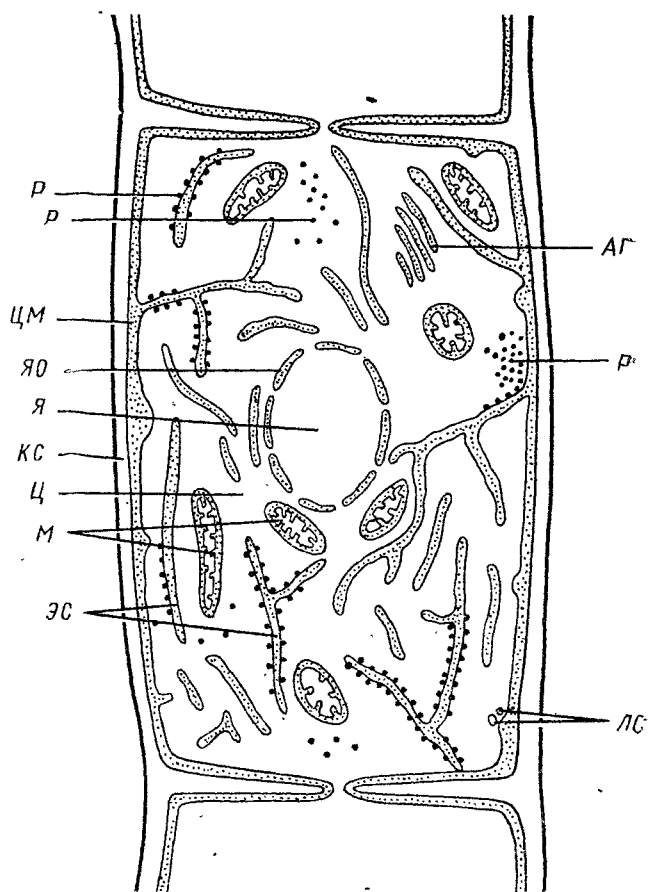


Рис. 198. Схема строения грибной клетки: КС — клеточная стенка, Я — ядро, ЯО — ядерная оболочка, Р — рибосомы, М — митохондрии, ЦМ — цитоплазматическая мембрана, ЛС — ломасомы, АГ — аппарат Гольджи (диктиосомы), ЭС — эндоплазматическая сеть, Ц — цитоплазма

ные диктиосомы, совокупность которых составляет аппарат Гольджи. Однако не у всех групп грибов они хорошо выражены. У большинства грибов диктиосомы сложены стопкой. У зигомицетов они собраны в неправильное кольцо.

Митохондрии грибов сходны с митохондриями растений, но отличаются от них некоторыми деталями строения. Строение крист митохондрий у разных групп грибов неодинаково. Кристы оомицетов и гифохитриомицетов имеют трубчатое строение, сходное с кристами высших растений. У остальных групп грибов кристы митохондрий пластинчатые.

В цитоплазме грибов часто присутствуют микротельца — округлые или овальные мембранные структуры. Возможно, они идентичны или являются предшественниками лизосом или пероксисом — органелл, содержащих соответственно гидролитические ферменты или каталазу.

В растущих участках гиф в большом количестве содержатся пузырьки, или везикулы, происходящие от эндоплазматической сети. Они участвуют в транспорте веществ от аппарата Гольджи к месту синтеза клеточной стенки.

В клетках грибов находится от одного до 20—30 ядер. Их размер

обычно около 2—3 мкм. Ядра грибов имеют типичное строение. Они окружены оболочкой, состоящей из двух мембран. В нуклеоплазме содержатся ядрышко и хромосомы. При митотическом делении ядра ядерная оболочка часто сохраняется.

В клетках грибов присутствуют многочисленные включения: гранулы гликогена, капли липидов. В вакуолях часто находятся гранулы белков и волютина.

Подвижные клетки грибов — зооспоры и гаметы — имеют жгутики (рис. 199, А). Жгутики грибов построены по типу, характерному для всех эукариот; их главный стержень состоит из двух одинарных центральных микротрубочек, окруженных кольцом из девяти дублетов микротрубочек (см. рис. 19; подробное описание строения жгутиков эукариот см. на с. 55). Аксономы у грибов соединяются с кинетосомой, или базальным телом, разными способами. У некоторых хитридиомицетов передняя часть ядра и его бока окружены так называемым ядерным колпачком, а кинетосома почти полностью опоясана большой полушаровидной митохондрией (рис. 199, Б).

Жгутики у грибов двух типов: би-

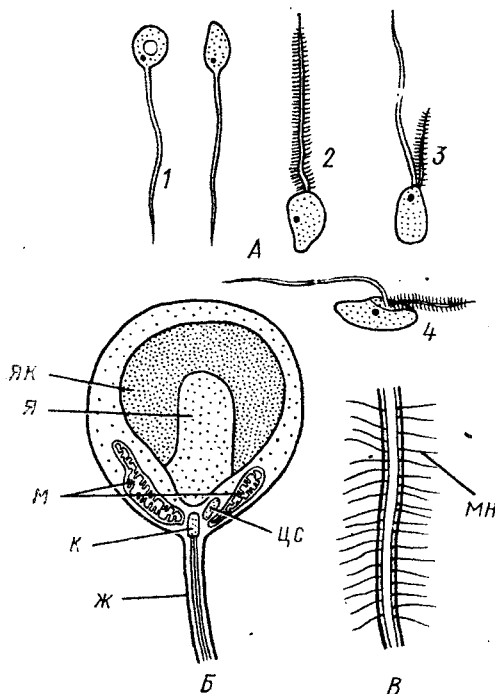


Рис. 199. Строение зооспор грибов. А — строение и расположение жгутиков:

1 — задний бичевидный жгутик, 2 — передний перистый жгутик, 3, 4 — зооспоры с двумя жгутиками — бичевидным и перистым;

Б — ультраструктура зооспоры *Blastocladiella*:

я — ядро, як — ядерный колпачок, ж — жгутик, м — митохондрия, к — кинетосома, цс — центросома;

В — строение перистого жгутика:

мн — мастигонемы

чевидные гладкие и перистые. У перистых жгутиков по бокам располагаются два ряда мастигонем — полых трубочек 2—3 мкм длиной и около 20 нм диаметром (рис. 199, В). Мастигонемы образуются в цистернах аппарата Гольджи. Крупные таксоны грибов, представители которых имеют жгутики, различаются по их количеству и расположению на клетке.

На поверхности одиночных клеток некоторых грибов — споридий головневых и клеток дрожжей — обнаружены тонкие нитевидные структуры, названные фимбриями. Они имеют длину 0,5—10 мкм и толщину 6—7 нм. Предполагают, что фимбриии играют существенную роль в агрегации клеток.

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

При вегетативном размножении от мицелия отделяются неспециализированные его части, которые дают начало новому мицелию. Одной из форм вегетативного размножения можно считать и образование хламидоспор — толстостенных клеток, предназначенных для перенесения неблагоприятных условий. У дрожжей вегетативное размножение происходит путем почкования клеток.

Бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток (реже многоклеточных структур) — спор. Споры у грибов развиваются эндогенно — внутри спорангиев или экзогенно — на специализированных веточках мицелия — конидиеносцах.

У оомицетов, гифохитриомицетов и хитридиомицетов бесполое размножение происходит преимущественно при помощи зооспор — голых подвижных клеток, снабженных жгутиками. Количество жгутиков у зооспор и их расположение на клетке может быть неодинаковым. Зооспоры могут иметь один задний бичевидный жгутик, один передний перистый жгутик или два жгутика — бичевидный и перистый (рис. 199, А). Зооспоры образуются эндогенно — в зооспорангиях (рис. 200, А).

У зигомицетов в спорангиях развиваются неподвижные споры, называемые спорангиоспорами. Спорангии находятся на специализированных гифах — спорангиеносцах, поднимающихся над субстратом (рис. 200, Б).

Конидии, как и спорангиоспоры, — неподвижные споры, пассивно переносимые токами воздуха, каплями дождя, насекомыми и другими способами. Однако в отличие от эндогенных спорангиоспор они образуются на мицелии или его специализированных ветвях — конидиеносцах

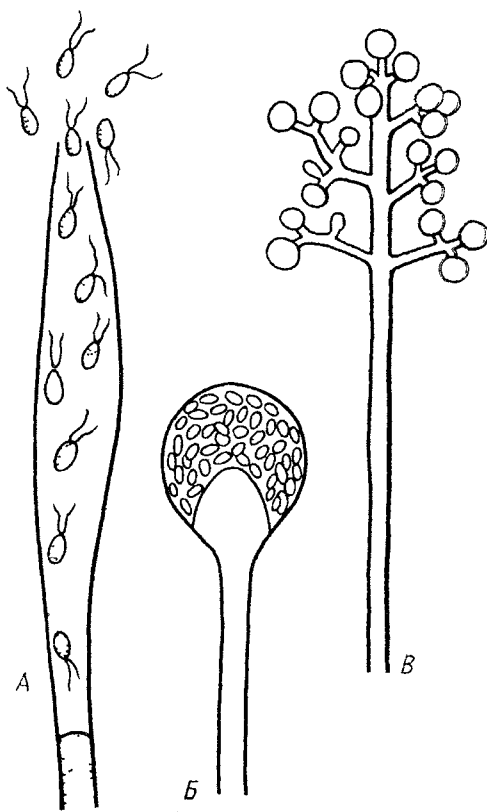


Рис. 200. Органы бесполого размножения грибов. А — зооспорангий; Б — спорангий; В — конидиеносец с конидиями

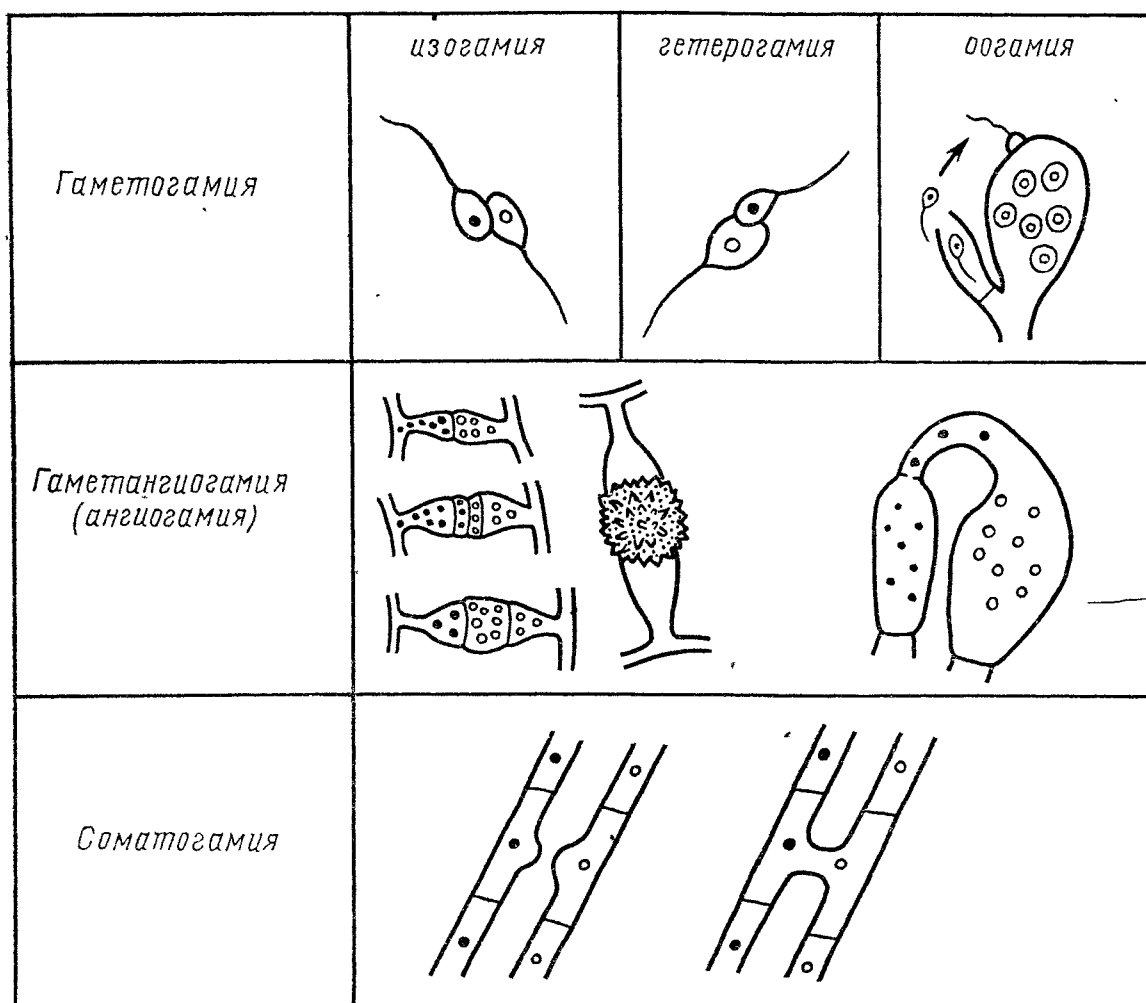


Рис. 201. Типы полового процесса у грибов

экзогенно (рис. 200, В). Известно несколько типов формирования конидий из конидиогенных клеток (их описание приводится на с. 464). Конидиеносцы грибов имеют весьма разнообразное строение, часто наблюдается их агрегация в коремии, ложа или образование полузамкнутых структур — пикнид, в которых развиваются конидиеносцы и конидии (см. рис. 332 на с. 463). Бесполое размножение при помощи конидий характерно для аскомицетов, дейтеромицетов, базидиомицетов и некоторых низших грибов.

Половое размножение отмечено у всех групп грибов, кроме дейтеромицетов, называемых также несовершенными грибами.

Формы полового процесса у грибов разнообразны (рис. 201). Их можно разделить на три большие группы: гаметогамия, гаметангиогамия и соматогамия.

Г а м е т о г а м и я — слияние гамет, образующихся в гаметангиях, — часто наблюдается у низших грибов. Гаметогамия может быть изогамной (слияние морфологически не различающихся гамет) или гетерогамной (слияние гамет, различающихся по размерам). При оогамном половом процессе крупные неподвижные яйцеклетки, формирую-

щиеся в оогониях, оплодотворяются мелкими подвижными сперматозоидами, развивающимися в антеридиях. У многих грибов с этим типом полового процесса сперматозоиды не образуются, и яйцеклетки оплодотворяются выростами антеридиев.

Для многих грибов, например базидиомицетов, характерен соматогамный половой процесс, или *соматогамия*. В этом случае гаметы и половые органы отсутствуют, а сливаются обычные соматические клетки мицелия. Соматогамия часто происходит путем образования анастомозов между гифами мицелия.

У грибов с одноклеточными талломами часто наблюдается их слияние, называемое *хологамией*. Хологамия — одна из форм соматогамного полового процесса. По происхождению с соматогамией, вероятно, связана так называемая *гаметангиогамия*, характерная для зигомицетов и аскомицетов. Она состоит в слиянии двух специализированных половых структур, не дифференцированных на гаметы. Обычно используемое для них название «гаметангии» не совсем удачно, так как эти структуры не гомологичны настоящим гаметангиям, в которых образуются гаметы.

У зигомицетов сливаются два, как правило, многоядерных гаметангия, морфологически хорошо отличимых от мицелия, на котором они образуются. Этот тип полового процесса получил название *зигогамии*. Из зиготы развивается зигоспора, прорастающая после периода покоя в зародышевый спорангий (с. 322).

У аскомицетов также происходит гаметангиогамия, но половые органы в этой группе более дифференцированы. Женский половой орган состоит из аскогона и нитевидной трихогины, через которую содержимое мужского полового органа — антеридия переливается в аскогон. При этом происходит только плазмогамия, ядра не сливаются, а образуют *дикарион* — ассоциацию двух ядер. Из оплодотворенного аскогона сразу же, без периода покоя, вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. На аскогенных гифах развиваются сумки. Ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится мейотически, затем следует митотическое деление и вокруг восьми появившихся гаплоидных ядер формируются восемь аскоспор. Аскоспоры развиваются в сумках эндогенно. Сумки обычно образуются в плодовых телах различного строения (с. 348).

У базидиомицетов, как и у аскомицетов, половой процесс состоит из двух не совпадающих во времени этапов — плазмогамии и *кариогамии*. После плазмогамии формируется *дикариотический мицелий* (т. е. мицелий, содержащий дикарионы), существующий продолжительное время. На нем образуются базидии, в которых сначала сливаются ядра дикариона, а затем диплоидное ядро мейотически делится. На базидии экзогенно развиваются четыре базидиоспоры с гаплоидными ядрами. У некоторых групп базидиомицетов базидии возникают на плодовых телах (с. 395).

Среди грибов известны как гомоталлические, так и гетероталлические формы. У гомоталлических грибов к слиянию способны клетки одного мицелия. У гетероталлических сливаются только клетки разного полового знака, образующиеся на совместимых мицелиях. Гетероталлизм у

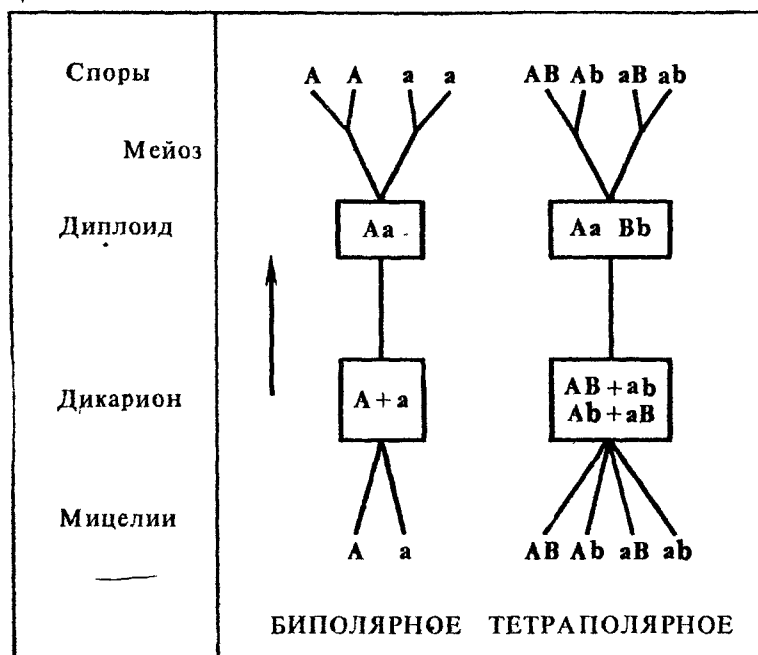


Рис. 202. Схема распределения полов у грибов

грибов может быть двух типов: биполярный (пол определяется одной парой аллелей) и тетраполярный (пол определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах и независимо комбинирующихся, рис. 202).

Для многих грибов из разных классов известно явление гетерокариоза — содержание в мицелии генетически различных ядер. В процессе развития такого гетерокариотического мицелия число ядер разного типа может варьировать,

обеспечивая адаптацию гриба к изменяющимся условиям среды. В гетерокариотическом мицелии иногда ядра могут сливаться, а при митотическом делении таких диплоидных ядер может наблюдаться рекомбинация. Процесс рекомбинации такого типа был назван парасексуальным процессом. Он состоит из нескольких этапов: слияние ядер гетерокариона и образование диплоидного гетерозиготного ядра; размножение таких гетерозиготных ядер в мицелии; митотическая рекомбинация во время размножения диплоидных ядер; вегетативная гаплоидизация диплоидных ядер в результате утраты ими хромосом. Парасексуальный процесс известен у многих грибов.

Характер смены ядерных фаз в цикле развития грибов может быть различен. У одних — гаплогонтов — редукционное деление диплоидного ядра происходит при прорастании зиготы. У других — диплогонтов — вся жизнь проходит в диплоидной фазе, а диплоидное ядро редукционно делится только перед образованием гамет. У немногих грибов гаплоидная и диплоидная фазы в цикле развития имеют одинаковую продолжительность. Редукционное деление диплоидного ядра происходит у них перед образованием спор бесполого размножения. В цикле развития таких грибов наблюдается смена генераций. Она известна, например, у представителей рода алломисес — *Allomyces* из класса хитридиомисетов (с. 304).

У аксомицетов и базидиомисетов в цикле развития имеется дикариотическая фаза, неизвестная у других групп.

Грибы из класса дейтеромицетов не имеют полового процесса, и весь их жизненный цикл происходит в гаплоидной фазе (за исключением случаев образования диплоидов при парасексуальном процессе, известном у этой группы грибов).

Подразделение грибов на классы основано на использовании комплекса признаков, из которых ведущими являются количество, строение и расположение жгутиков у грибов, имеющих в цикле развития подвижные стадии, характер развития спор полового размножения, типы полового процесса и бесполого размножения, состав полисахаридов клеточных стенок.

Ниже приводятся основные классы грибов, выделение которых согласуется с современными представлениями о филогении этой группы (с. 473) ¹.

Класс хитридиомицеты — *Chytridiomycetes*. Мицелий развит слабо или вегетативное тело представляет одиночную, иногда лишённую стенки клетку. Бесполое размножение при помощи зооспор с одним бичевидным задним жгутиком. Половой процесс — гаметогамия разных типов или хологамия. В клеточных стенках содержатся хитин и глюканы.

Класс гифохитриомицеты — *Hyphochytriomycetes*. Вегетативное тело представляет собой одиночные клетки, иногда голые, у многих образуется ризомицелий. Бесполое размножение при помощи зооспор с одним перистым передним жгутиком. В клеточных стенках содержатся хитин и целлюлоза.

Класс оомицеты — *Oomycetes*. Мицелий хорошо развит, неклеточный. Бесполое размножение при помощи зооспор с двумя жгутиками — бичевидным и перистым. Половой процесс — оогамия. Клеточные стенки содержат целлюлозу и глюканы.

Класс зигомицеты — *Zygomycetes*. Мицелий хорошо развит, у большинства представителей класса он неклеточный. Бесполое раз-

¹ В современной микологии полифилетическое происхождение грибов часто находит отражение в подразделении их на ряд самостоятельных отделов соответственно основным эволюционным линиям. Это отделы *Oomycota* (*Saprolegniomycota*), *Chytridiomycota* и *Eumycota*, выделяемые фон Арксом (*J. A. von Arx*, 1968), Д. К. Зеровым (1972) и др. Поскольку в настоящее время между отделами *Chytridiomycota* и *Eumycota* на основе сходства по ряду биохимических признаков предполагается филогенетическая связь (*S. Bartnicki-Garcia*, 1970; *H. B. Le'John*, 1971), логично объединить их в один отдел *Eumycota*, как это делает Крайзель (*H. Kreisel*, 1969). Классы грибов распределяются по этим отделам следующим образом.

Отдел *Eumycota*: класс *Chytridiomycetes*, класс *Zygomycetes*, класс *Ascomycetes*, класс *Basidiomycetes* класс *Deuteromycetes*.

Отдел *Oomycota* (*Saprolegniomycota*): класс *Oomycetes*, класс *Hyphochytriomycetes*.

Одновременно в работах ряда микологов (*G. C. Ainsworth*, *P. H. B. Talbot* и др.) получила распространение другая система грибов, предложенная Эйнсвортом. В этой системе все грибы независимо от их происхождения объединены в один отдел *Eumycota*, который затем подразделяется на пять подотделов: *Mastigomycotina*, *Zygomycotina*, *Ascomycotina*, *Basidiomycotina* и *Deuteromycotina*. При этом подотдел *Mastigomycotina* объединяет все грибы с подвижными стадиями в цикле развития, т. е. такие общепризнанно различающиеся по происхождению классы, как *Chytridiomycetes*, с одной стороны, и *Oomycetes* и *Hyphochytriomycetes* — с другой. Остальные подотделы по объёму соответствуют приведенным выше классам грибов. Нетрудно заметить, что в этой системе существенно нарушена сопоставимость различных таксонов: в одном ранге принимаются как заведомо гетерогенная группа *Mastigomycotina*, так и единые по происхождению *Ascomycotina* и *Basidiomycotina*. Эта система не отражает также не вызывающей сомнений филогенетической близости аскомицетов и базидиомицетов.

Сравнение приведенных систем показывает, что первая из них значительно полнее отражает современные знания о филогенетических связях и эволюции грибов.

множение преимущественно спорангиоспорами. Половой процесс — зигогамия. Клеточные стенки мицелия содержат хитин и хитозан.

Класс аскомицеты — *Ascomycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс — гаметангиогамия. Споры полового размножения образуются эндогенно — в сумке. Клеточные стенки содержат хитин и глюканы; у дрожжей — глюканы и маннаны (содержание хитина снижено).

Класс базидиомицеты — *Basidiomycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс — соматогамия. Споры полового размножения образуются экзогенно — на базидии. Клеточные стенки содержат хитин и глюканы.

Класс дейтеромицеты, или несовершенные грибы, — *Deuteromycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс отсутствует. В клеточных стенках содержатся хитин и глюканы.

Кроме перечисленных классов среди грибов известны группы с неясным систематическим положением, например трихомицеты — *Trichomycetes*.

Образ жизни и распространение грибов

Грибы как гетеротрофные организмы нуждаются в готовом органическом веществе. В природе они находят его или в виде разнообразных органических остатков растительного или животного происхождения, на которых они развиваются как сапротрофы, или в виде живых тканей других организмов, на которых они паразитируют. Сапротрофы обычно мало специализированы в отношении питания, хотя среди них есть довольно узкоспециализированные группы, например копрофилы или кератинофилы, чья специализация определяется в основном конкурентной способностью. Такие грибы «уходят» от конкуренции, занимая специфические экологические ниши, недоступные для других организмов. Сапротрофный способ питания для грибов первичен. Паразитизм представляет собой один из путей специализации грибов. Существующие сейчас грибы-паразиты стоят на разных ступенях эволюции — от факультативных паразитов до высокоспециализированных облигатных паразитов. Факультативные паразиты обычно развиваются как сапротрофы, но способны паразитировать на ослабленных растениях или на не вегетирующих частях растений, например плодах. Факультативными сапротрофами называют грибы, обычно развивающиеся как паразиты, но в определенных условиях способные к сапротрофному существованию. Наконец, настоящие паразиты в природе развиваются только на живых организмах. Такие паразиты называют облигатными. Некоторые из них, например мучнисторосяные, не способны развиваться на искусственных питательных средах. Другие, например ржавчинные, могут расти на питательных средах и в условиях культуры даже образуют типичные спороношения. Такие грибы называют иногда экологически облигатными паразитами. Они могут развиваться как сапротрофы только при отсутствии конкуренции со стороны других организ-

мов, в природных же условиях существуют только как паразиты на живых тканях, недоступных для конкурентов.

Грибы-паразиты могут получать питание из тканей хозяина разными путями (рис. 203). Среди низших грибов часто встречаются внутриклеточные паразиты: их одноклеточный таллом, лишенный клеточной стенки, развивается внутри клетки хозяина. У малоспециализированных паразитов мицелий распространяется как по межклетникам, так и в клетках хозяина, не образуя особых структур для поглощения питательных веществ. Наконец, у наиболее специализированных паразитов — мучнисторосяных, ржавчинных и др. — мицелий распространяется по межклетникам, а в клетки внедряются специализированные структуры — гаустории.

По характеру воздействия паразита на хозяина различают некротрофных паразитов, сначала убивающих ткани хозяина, а затем питающихся ими; деструктивных биотрофных паразитов, питающихся за счет живых тканей хозяина и вызывающих их быструю гибель, и сбалансированных биотрофных паразитов, способных длительно питаться живыми тканями хозяина, не вызывая их гибели.

В природе грибы обитают на самых разнообразных субстратах: в воде, почве, на древесине и опаде, на живых тканях растений и животных и т. д. В результате адаптации к определенным комплексам условий среды эволюционно сложились те или иные экологические группы грибов.

Экологические группы грибов выделяют или на основе среды их обитания (например, почвенные или водные грибы), или на основе заселяемых ими субстратов (например, копрофильные, ксилофильные и кератинофильные грибы). В первом случае экологическая группа объединяет грибы, развивающиеся на разных субстратах. Например, среди водных грибов есть и сапротрофы, обитающие на различных органических субстратах, и паразиты водных растений и животных.

Одна из наиболее обширных и разнообразных экологических групп грибов — почвенные грибы. Эта группа разнородна как по таксономическому составу входящих в нее грибов, так и по характеру их пита-

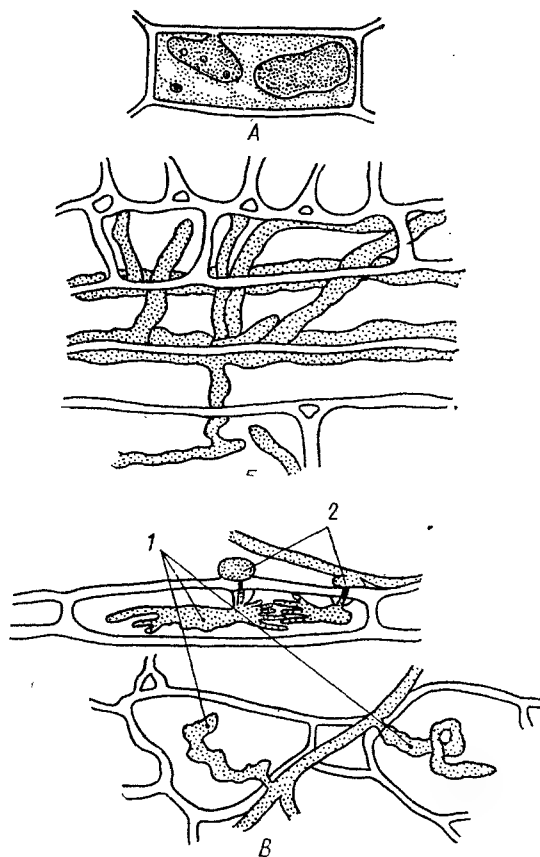


Рис. 203. Способы питания паразитных грибов. А — талломы паразита в клетке хозяина; Б — внутриклеточный мицелий; В — межклеточный мицелий с гаусториями:

1 — гаустории, 2 — апрессории

ния. В почве развиваются многочисленные микроскопические грибы и мицелий грибов, образующих в почве или на ее поверхности крупные плодовые тела. Одни грибы представляют постоянных обитателей почвы, другие проходят в ней только определенные стадии своего жизненного цикла.

Грибы в большом количестве развиваются в гумусовом горизонте почвы, заселяют ризосферу растений и лесную подстилку. Среди почвенных грибов многие образуют микоризу с разными группами высших растений. В почве обитает своеобразная группа хищных грибов, способных как к сапротрофному питанию, так и улавливанию при помощи специальных приспособлений различных беспозвоночных — нематод, коловраток, амёб и др.

Почвенные грибы играют большую роль в разложении органического вещества, образовании гумуса и других процессах, протекающих в почве.

Группа водных грибов объединяет как первично водные низшие грибы, например сапролегниевые, так и высшие грибы — аскомицеты и дейтеромицеты, вторично перешедшие в водную среду из наземной. Среди водных грибов есть сапротрофы, развивающиеся на растительных остатках или обрастающие погруженные в воду предметы, паразиты водорослей, высших водных растений и животных. Первично водные грибы обычно размножаются при помощи зооспор. У конидий и аскоспор вторично водных грибов образуются специальные приспособления (например, лучеобразные выросты и др.), позволяющие им длительно находиться во взвешенном состоянии в толще воды. Водные сапротрофные грибы играют большую роль в разложении органического вещества в водоемах и обеспечении детритом водных беспозвоночных и рыб.

Среди грибов, обитающих на древесине, — ксилофилов особенно распространены базидиомицеты, дейтеромицеты и некоторые аскомицеты. Представители этой группы вызывают разложение древесины. Некоторые из них начинают свое развитие на живом дереве как паразиты и продолжают его после гибели дерева.

Ксилофилы образуют комплекс ферментов, гидролизующих целлюлозу и лигнин древесины. Грибы, разлагающие преимущественно целлюлозу, вызывают деструктивную, или бурую, гниль древесины. Если же грибы разрушают лигнин, развивается коррозионная, или белая, гниль. Ксилофилы активно разлагают древесину и древесный опад в лесах, участвуя в круговороте веществ. Некоторые из них, развиваясь в постройках и на деловой древесине, вызывают их разрушение и приносят существенный ущерб хозяйству.

Грибы-паразиты развиваются на организмах из разных групп. Большинство из них паразитирует на растениях — преимущественно цветковых, но также на водорослях, папоротниках и др. Известно большое число грибов — паразитов животных (насекомых, рыб, птиц, млекопитающих и др.). Некоторые грибы вызывают заболевания у человека. Грибы-микопаразиты, или микофильные грибы, развиваются на других грибах.

В результате деятельности человека формируются новые экологи-

ческие группы грибов, развивающиеся на бумаге и книгах, промышленных материалах — пластмассах, текстиле и т. д. и изделиях из них, на произведениях искусства, и вызывающие их повреждение.

Грибы — важное функциональное звено экосистемы, они играют огромную роль в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Сапротрофы, развивающиеся на опаде, лесной подстилке и валежнике, наряду с другими группами микроорганизмов участвуют в процессах их разложения. Они представляют основную группу редуцентов, способных разрушать стойкие лигноцеллюлозные комплексы опада и древесины.

Грибы активно участвуют в образовании гумуса, синтезируя различные циклические соединения, в том числе полимеры типа меланинов. Известна их роль в оструктуривании почвы и подзолообразовательном процессе. Наряду с преобразованием органических соединений грибы способны к превращению многих минералов.

Практическое значение грибов

Грибы играют важную роль в практической деятельности человека.

С незапамятных времен многие грибы употребляют в пищу. Наиболее широкоизвестные съедобные грибы относятся к аскомицетам (сморчки, строчки, трюфели) и базидиомицетам (многочисленные шляпочные грибы — сыроежки, грузди, подосиновики и др.). Во многих странах мира развито культивирование съедобных грибов, в первую очередь шампиньонов. В последние годы в Европе введены в культуру и другие виды грибов — вешенка, летний опенок, кольцевик. В странах Восточной Азии выращивают вольвариеллу, грибы шиитаке и матсутаке.

Человек широко использует грибы, вызывающие процесс брожения. Дрожжи применяют как в производстве различных спиртных напитков (пива, вина и др.), так и в хлебопечении. Некоторые виды дрожжей выращивают на отходах различных производств и на углеводородах нефти для производства кормового белка.

Многие грибы образуют биологически активные вещества, ферменты, органические кислоты. Их используют в микробиологической промышленности для производства лимонной и глюконовой кислот, ферментов — целлюлаз, протеаз, пектиназ и др. Среди грибов известны активные продуценты витаминов — рибофлавина и β -каротина. Антибиотики грибов — пенициллины, цефалоспорины и др. — и алкалоиды из склероциев спорыньи широко используют в медицинской практике.

Грибы, паразитирующие на насекомых и других грибах, применяют для получения препаратов, подавляющих развитие вредителей и возбудителей болезней растений. Следует отметить также виды грибов, используемые как объекты биохимических и генетических исследований.

Многочисленные грибы — паразиты растений и животных, а также сапротрофы, развивающиеся на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях и вызывающие их порчу, приносят большой ущерб хозяйству.

Фитопатогенные грибы, поражающие культурные растения, наносят большой урон сельскохозяйственной продукции. Большой вред причиняют они и лесному хозяйству, вызывая повреждение и гибель деревьев. Известны грибы — возбудители заболеваний человека — глубоких микозов (гистоплазмозов и др.), кандидозов, дерматомикозов и др. Патогенные грибы служат причиной болезней и многих домашних животных, наносят ущерб рыбному хозяйству, пчеловодству.

Важную проблему в медицине и ветеринарии представляют микотоксикозы — заболевания человека и животных, вызываемые токсичными продуктами обмена грибов — микотоксинами.

Обладая широкими адаптационными способностями, грибы могут развиваться на самых разнообразных продуктах, материалах и изделиях, повреждая их. Они вызывают плесневение и порчу продуктов питания, бумаги и изделий из нее, текстиля, пластмасс, смазочных масел, лакокрасочных покрытий, произведений искусства. Многие из них способны ускорять коррозию металлов. Особенно большой ущерб приносят такие грибы в условиях влажного и теплого климата — в тропиках и субтропиках.

КЛАСС ХИТРИДИЕВЫЕ ГРИБЫ — CHYTRIDIOMYCETES

Представители класса еще тесно связаны с водной средой. Большинство паразитирует на водорослях, других водных грибах, водных высших растениях и на беспозвоночных животных. Некоторые встречаются как паразиты высших наземных растений, главным образом во влажной почве. Значительно меньшая часть ведет сапротрофный образ жизни, поселяясь на ветвях, листьях, плодах, попавших в воду, на трупах насекомых и других животных, находящихся в воде. Немногие используют в качестве субстрата, а иногда и для питания сброшенные во время линьки или оставшиеся после гибели животного хитиновые покровы.

Вегетативное тело представителей этого класса у многих внутриклеточных паразитов в виде голый плазменной массы, очень похожей на плазмодий слизевиков. Оно всей своей поверхностью впитывает питательные вещества из клетки хозяина (осмотрофное питание). Более высокоорганизованные формы характеризуются некоторой дифференцировкой вегетативного тела. У них имеется так называемый ризомицелий или зачаточный мицелий в виде очень тонких, иногда почти неветвящихся нитей, отходящих от основной округлой или удлиненной клетки таллома. Ризомицелий не имеет ядер. Он служит для прикрепления к субстрату и поглощения из него пищи. У еще более высокоорганизованных паразитных хитридиевых грибов вегетативное тело представлено ветвящимся ризомицелием, или системой гиф, который у паразитов может захватывать несколько клеток хозяина, а у сапротрофных грибов состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных ветвящихся гиф без перегородок.

Основа клеточной стенки хитридиевых грибов — хитин (до 60% всего состава).

Бесполое размножение осуществляется зооспорами различного строения и формы с одним бичевидным гладким жгутиком, прикрепленным сзади. Зооспоры образуются в зооспорангиях. У некоторых хитридиевых грибов все вегетативное тело превращается в спорангий, и жизнь данной особи прекращается (так называемые холокарпические формы), у других только какая-то часть становится зооспорангием, и таким образом зооспорангии могут развиваться по несколько одновременно или последовательно (эукарпические формы).

Способы полового воспроизведения разнообразны. У некоторых зооспоры при определенных условиях функционируют как гаметы, у других сливаются сами особи (хологамия), у третьих — одинаковые гаметы (изогамия) или различающиеся по размерам, а иногда, кроме того, по окраске и активности движения (гетерогамия). Наконец, есть формы с оогамным половым процессом. Гаметы образуются в специальных клетках — гаметангиях.

Зигота превращается в покоящуюся клетку — цисту, одетую толстой оболочкой, содержащей хитин. В некоторых случаях цисты образуются без полового процесса.

Большинство хитридиевых грибов гаплоидны в вегетативном состоянии, и диплоидная фаза у них представлена зиготой, прорастающей после периода покоя, чаще всего как зооспорангий. У некоторых имеется смена поколений.

Многие хитридиевые грибы оказывают большое влияние на развитие популяций растений и животных в водоемах, вызывая их массовые заболевания и гибель. Некоторые известны как возбудители опасных болезней наземных растений.

Существование зооспор у хитридиевых грибов указывает на возможную филогенетическую связь со жгутиковыми (Flagellatae).

В составе класса имеются три порядка, различающихся главным образом степенью развития таллома и формой полового процесса: хитридиевые (Chytridiales), бластокладиевые (Blastocladales), моноблефаридовые (Monoblepharidales).

Порядок хитридиевые — Chytridiales

Это самый крупный порядок, объединяющий примерно 80 родов и более 400 видов. Большинство представителей — паразиты водных, реже наземных растений. Некоторые развиваются на водных беспозвоночных животных или сапротрофно на растительных и животных остатках в воде или во влажной почве.

Вегетативное тело в виде голой плазменной массы или овальной, округлой или цилиндрической клетки, одетой оболочкой, от которой отходит более или менее развитый ризомицелий.

Бесполое размножение при помощи зооспор, причем известны холо- и эукарпические формы. У некоторых зооспорангии открываются крышечкой.

У многих кроме обычных тонкостенных зооспорангиев известны еще более прочные толстостенные образования. Они хорошо переносят неблагоприятные условия внешней среды, например высыхание, и прора-

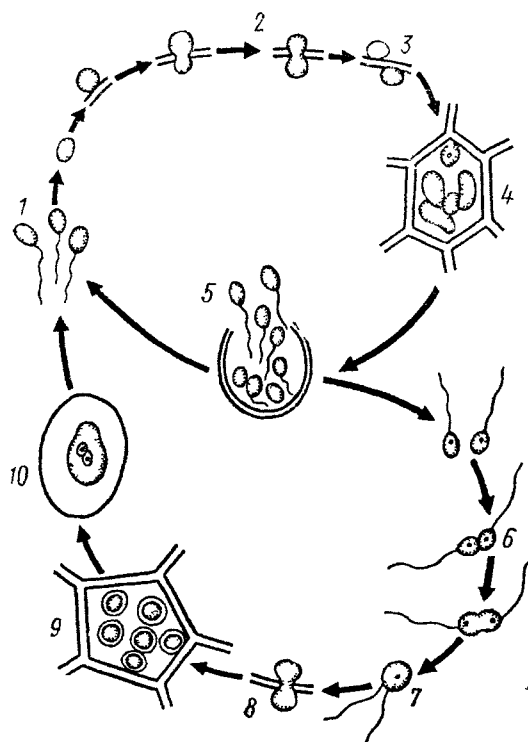


Рис. 204. Цикл развития *Olpidium viciae*:

1 — зооспоры, 2 — заражение клетки хозяина, 3 — протопласт паразита в клетке хозяина (видна оболочка зооспоры паразита на поверхности клетки хозяина), 4 — зооспорангии паразита в клетке хозяина, 5 — прорастание зооспорангиев, 6 — слияние подвижных клеток паразита, 7 — планозигота, 8 — переливание содержимого планозиготы в клетку хозяина, 9 — цисты в клетке хозяина, 10 — кариогамия в цисте

стают обычно после периода покоя такими же зооспорами, как и зооспоры бесполого размножения, почему и называются покоящимися спорангиями, или цистами. Иногда они развиваются в результате полового процесса, у многих — бесполым путем.

Цикл развития хорошо изучен у ольпидиума, паразитирующего на горошке (*Olpidium viciae*). Зооспора его, имеющая один гладкий жгутик на заднем конце, попав на поверхность растения, одевается оболочкой и переливает свое содержимое в эпидермальную клетку хозяина, где превращается в паразитирующий таллом. Он увеличивается в размерах, становится многоядерным, одевается оболочкой и целиком превращается в зооспорангий (холокарпическая форма). Зооспоры выходят через короткую шейку, прободаящую клеточную стенку клетки хозяина. Весь цикл развития занимает 5—10 дней и в течение лета может повторяться неоднократно. При задержке прорастания спорангия зооспоры, выходящие из него, ведут себя как гаметы, т. е. попарно сливаются. Двужгутиковая зигота некоторое время плавает, а потом заражает хозяина таким же образом, как зооспора, но,

разросшись в клетке хозяина и сохраняя при этом двужутичность, одевается толстой оболочкой и превращается в цисту, образующую зооспоры лишь следующей весной. Перед превращением цисты в зооспорангий два ядра в ней сливаются, вслед за чем следует редукционное деление (рис. 204).

Из видов рода ольпидиум практически важен возбудитель «черной ножки» капустной рассады *O. brassicae*. Растения заражаются в парниках, особенно при избыточной влажности почвы и загущенных посевах, после появления на растениях семядолей или первых листьев. Стебель пораженного растения темнеет, утончается, нередко загнивает, а само растение поникает и гибнет. Паразит не ограничивается клетками эпидермиса, а проникает в клетки первичной коры, поэтому зооспорангии образуют длинное горлышко, через которые зооспоры выходят наружу. Цикл развития в основном как у *O. viciae*. Покоящиеся споры (цисты) характеризуются толстой звездчатой оболочкой (рис. 205, А).

Для рода синхитриум (*Synchytrium*), насчитывающего более 200 видов, характерны сорусы зооспорангиев. Виды этого рода парази-

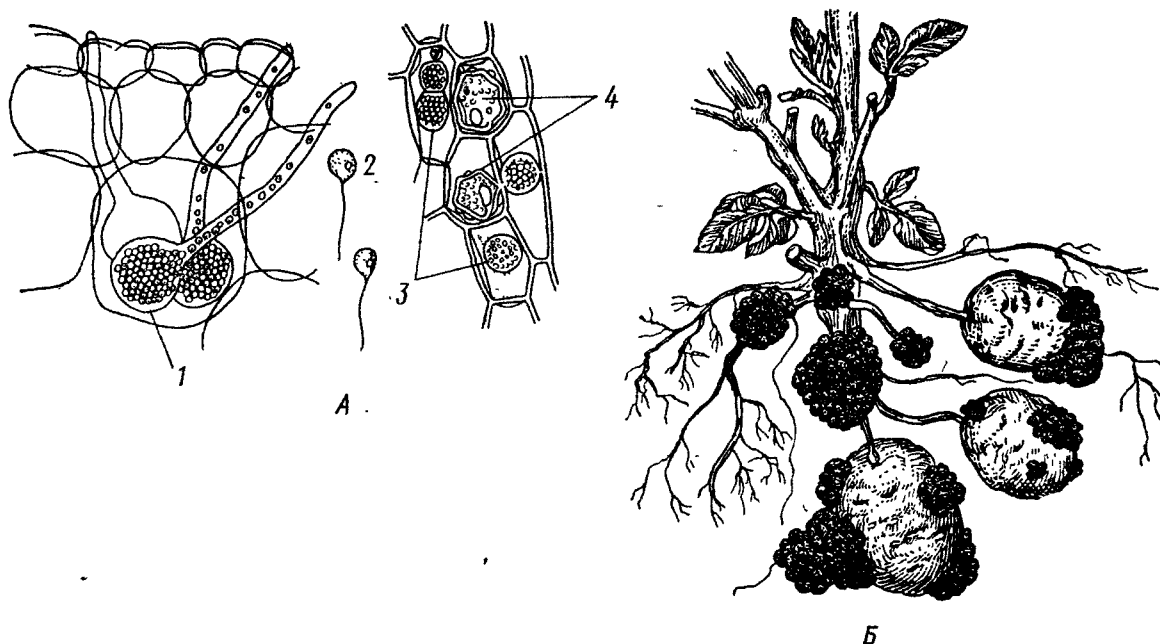


Рис. 205. А — *Olpidium brassicae* в клетках корневой шейки капустной рассады: 1 — зооспорангии, 2 — зооспоры, 3 — голые протопласты паразита, 4 — покоящиеся споры паразита;

Б — рак картофеля, внешний вид поражения

руют на высших наземных растениях, где они образуют или небольшие вздутия — галлы — клеток эпидермиса в виде бородавочек на листьях и стеблях, или опухоли на клубнях.

Очень важное практическое значение имеет возбудитель рака картофеля *S. endobioticum*.

На клубнях картофеля, пораженного раком, появляются бугристые опухоли, напоминающие губку (рис. 205, Б). Они разрастаются, часто превышая размеры клубня, чернеют и затем разрушаются. Заражение клубней происходит так же, как у ольпидиума. Под действием паразита клетка эпидермиса разрастается, а соседние клетки усиленно делятся и оболочки их одревесневают. Из таких клеток образуется розетка, в центре которой находится крупная клетка с телом паразита. Она одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, развивающуюся в сорус из 5—9 зооспорангиев, содержащих до 300 зооспор в каждом. Освобождаясь из разрушающейся опухоли, зооспоры снова заражают растения. Это может повторяться много раз в течение лета. Осенью в клубнях развиваются покоящиеся цисты, которые могут сохраняться в почве много лет, и при благоприятных условиях образуют зооспоры, но уже без соруса.

Заболевание встречается в Европе, США, Канаде, Южной Америке, Японии, Южной Африке. Потери урожая от рака могут составлять 40—60 %. Основные меры борьбы — выведение устойчивых сортов и обеззараживание почвы.

Имеются данные о том, что зооспоры видов ольпидиума и синхитриума могут быть переносчиками вирусов растений.

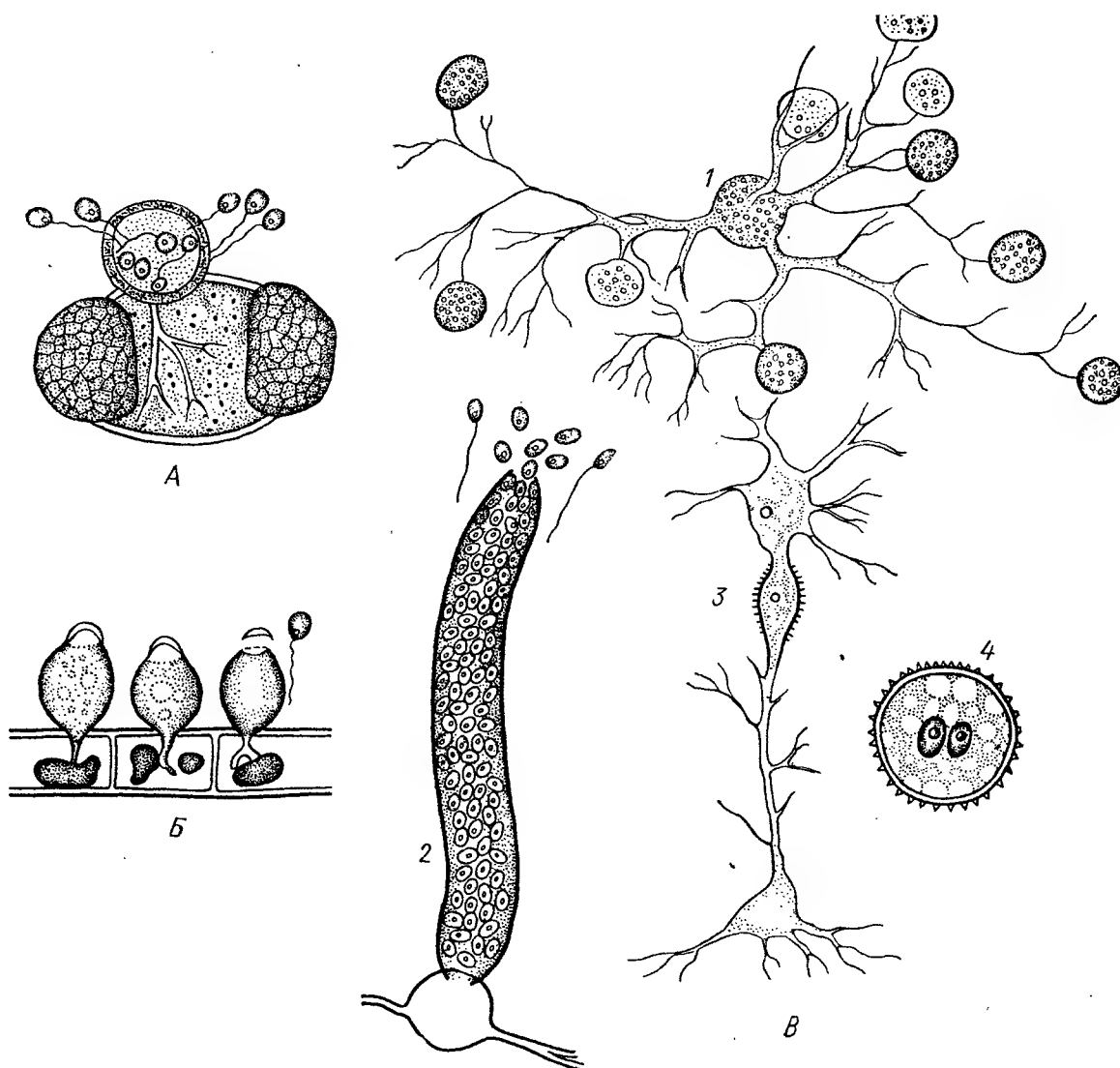


Рис. 206. А — *Rhizophydium pollinis*. Зооспорангий с ризомицелием на пыльце сосны; Б — *Chytridium* на нитчатой водоросли; В — *Polyphagus euglenae*: 1 — тело бывшей зооспоры с ризомицелием в эвгленах, 2 — зооспорангий, 3 — половой процесс, 4 — зигота

Более высоко развито вегетативное тело у представителей рода ризофидиум (*Rhizophydium*), живущих как сапротрофы или паразиты на самых разнообразных субстратах.

Когда зооспора представителей этого рода попадает на субстрат, она одевается оболочкой, а внутрь субстрата от нее вырастают тонкие ветвящиеся безъядерные нити ризомицелия. Тело бывшей зооспоры быстро увеличивается в размерах (становится талломом), который затем превращается в зооспорангий (рис. 206, А).

Половой процесс у многих — слияние двух особей, сидящих рядом на субстрате (гаметангиогамия).

Очень похожи на виды этого рода многие представители большого рода хитридиум (*Chytridium*), отличающиеся тем, что зооспорангии их открываются крышечкой (рис. 206, Б).

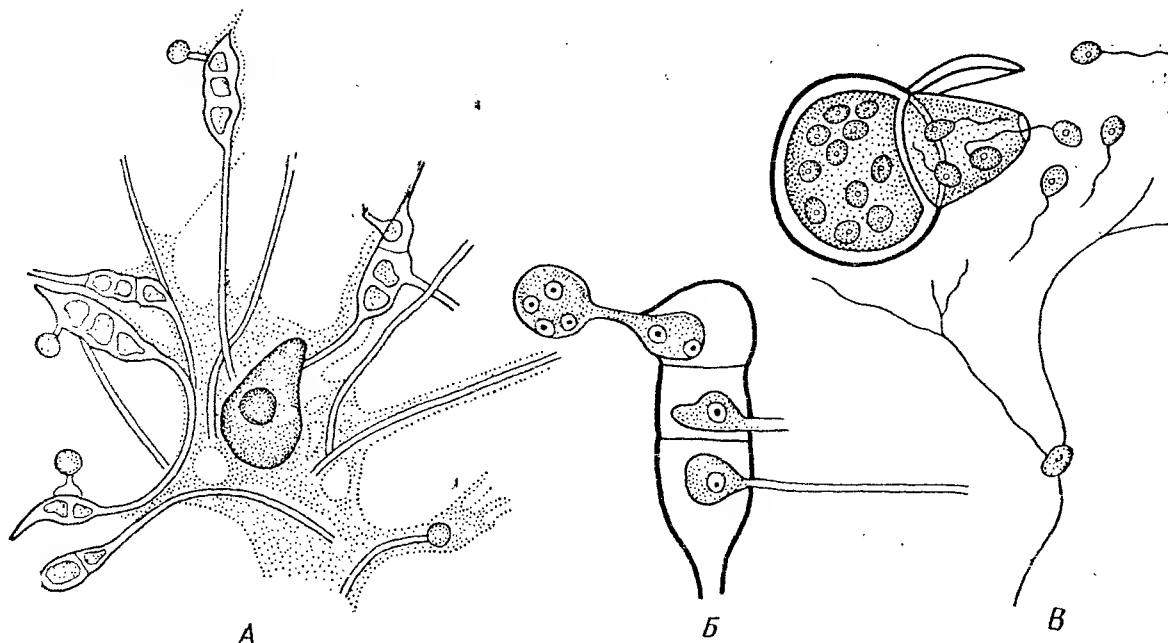


Рис. 207. *Physoderma*. А — прорастание собирательных клеток внутри клетки растения-хозяина; Б — прорастание собирательных клеток: вправо — вегетативно, влево — с образованием цисты; В — прорастание цисты

В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий получает все большее развитие. Хорошо развит он, например, у представителей рода полифагус (*Polyphagus*), наиболее изученный и известный вид которого — *P. euglenae* — паразитирует на эвгленах. Зооспора со светочувствительной глобулой золотистого цвета направляется в места скопления неподвижных инцистирующихся эвглен, останавливается и одевается тонкой оболочкой. Она прорастает ризомицелием, внедряющимся кончиками своих ответвлений в эвглен, и может захватывать таким образом более 50 особей. Из разросшейся бывшей зооспоры развивается зооспорангий в виде мешковидного бокового выроста. В него переходит ядро, делится там многократно, после чего содержимое распадается на зооспоры, выходящие через отверстие на вершине зооспорангия.

При недостатке пищи происходит половой процесс, при котором меньшая, по-видимому, мужская особь образует по направлению к более крупной женской особи длинный вырост. Этот вырост вздувается на конце в удлиненный пузырь с шиповатой оболочкой. В него переходит содержимое обеих клеток, после чего он отделяется от них перегородками и превращается в покоящуюся спору. Весь процесс длится примерно 12 ч. Через несколько месяцев зигота прорастает, образуя мешковидный зооспорангий, причем два ядра зиготы сливаются в зооспорангии (рис. 206, В).

У некоторых хитридиевых грибов — паразитов растений — на протяжении ризомицелия образуются местные расширения, состоящие из одной или нескольких клеток с одним ядром в каждой, — «собира- тельные клетки». Каждая такая клетка может развиваться в гифу ми-

целия или превратиться в зооспорангий, или образовать цисту. При таком развитии вегетативного тела паразит может уже не ограничиться одной клеткой хозяина, а распространиться на много клеток. Это характерно, например, для видов рода физодерма (*Physoderma*), у которых помимо этой особенности установлена также смена поколений. Многие виды этого рода паразитируют на болотных, а некоторые — на сухопутных растениях. Зооспоры, попадая на поверхность листьев или стеблей растений-хозяев, одеваются оболочкой, внедряют в клетки ризомицелий, а затем превращаются в эфемерные гаметангии. Планозигота, возникшая при копуляции изогамет, вышедших из гаметангиев, заражает ткань и разрастается там в ризомицелий с собирательными клетками. На них развиваются многоядерные цисты, освобождающиеся после разрушения клеток ткани хозяина. Они прорастают, открываясь крышечкой и выпуская зооспоры, с которых цикл повторяется.

Наиболее известна физодерма на кукурузе (*P. zae maydis*) в тропических и субтропических областях (рис. 207).

Порядок бластокладиевые — Blastocladales

Бластокладиевые живут в основном в пресных водоемах как сапротрофы на трупах насекомых или на растительных остатках. Немногие обитают во влажной почве. Некоторые паразитируют на беспозвоночных животных (на личинках mosкитов, комаров, на нематодах) или на водорослях и водных грибах.

Таллом варьирует от простого плазмодиального до хорошо развитого мицелия. Основу оболочки составляет хитин.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами с гладким задним жгутиком. Они отличаются от зооспор других хитридиевых грибов большей способностью к амебоидным движениям и особым образованием — так называемым ядерным колпачком (см. рис. 199).

Половой процесс — изогамия или гетерогамия.

У большинства имеется смена поколений. Диплоидный спорофит образует зооспоры и цисты (мейоспорангии). Из зооспор развиваются такие же спорофиты, а прорастание цист сопровождается редукционным делением, и выходящие из них гаплоидные зооспоры вырастают в гаметофиты с гаметангиями. Гаметы обычно мельче зооспор. У некоторых бластокладиевых мужские и женские гаметы одинаковы, у других отличаются по величине или, кроме того, по окраске и степени подвижности. Из зиготы снова развивается спорофит.

В качестве примера примитивных бластокладиевых можно привести целомомицес (*Coelotomycetes*). Виды этого рода — облигатные паразиты во внутренних полостях личинок mosкитов, комаров и т. п. Таллом их не имеет клеточной стенки и ризоидов и распадается на толстостенные покоящиеся спорангии, раскалывающиеся в определенном месте при созревании. Из них выходят типичные для бластокладиевых зооспоры (рис. 208). Онтогенез видов этого рода еще недостаточно изучен, однако у некоторых установлена смена поколений:

спорофит развивается в личинках комаров или москитов, хозяева гаметофита — веслоногие ракообразные.

Виды рода алломицес (*Allomyces*) обитают в воде и почве на остатках растений и трупах животных и широко распространены, но обычно не встречаются далее 40° северной и южной широт. Мицелий образует на субстрате хорошо заметный пушок до 1 см длиной. Он состоит из коротких ветвящихся гиф с перегородками и ложными перегородками с очень широкими порами. В местах перегородок на мицелии спорофита формируются зооспорангии и коричневатые цисты. Гаметофит по форме и степени развития такой же, как спорофит, но несет женские и мужские гаметангии, обычно расположенные друг над другом (рис. 209). Женские гаметангии крупнее и не окрашены, мужские — мельче и оранжевого цвета. Женские гаметы также крупнее мужских, в отличие от них не окрашены и менее подвижны. Женские гаметы выделяют половой гормон сиренин, привлекающий мужские гаметы.

Многие виды бластокладиевых, например бластокладиелла (*Blastocladiella emersonii* и др.), виды рода алломицес, хорошо развиваются на жидких и твердых питательных средах, поэтому активно используются при изучении физиологических, цитологических, генетических и других вопросов. В частности, интересны работы по управлению развитием этих объектов путем изменения состава питательных сред или воздействия антибиотиков и других веществ, исследования действия на них световых лучей разной длины волны и т. д.

Филогенетически бластокладиевые можно рассматривать как результат дальнейшей эволюции хитридиевых грибов, которая шла, во-первых, по пути увеличения степени развития таллома, во-вторых, по пути перехода от изогамии к гетерогамии и, в-третьих, к выработке четко выраженной смены поколений.

Порядок моноблефаридовые — Monoblepharidales

Грибы этого порядка развиваются как сапротрофы в чистой пресной воде (нередко в аквариумах), на сучьях, ветках, плодах, на трупах насекомых и т. п. В природе они появляются в основном весной и осенью, когда у них меньше конкурентов среди других организмов. Они образуют

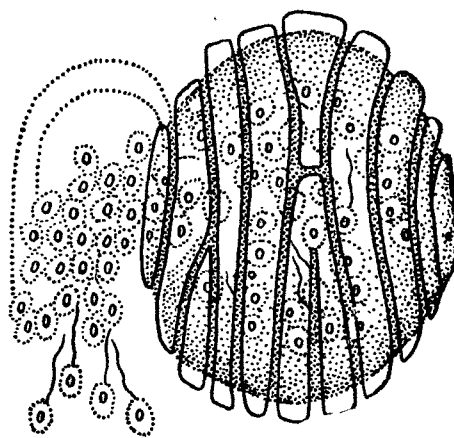
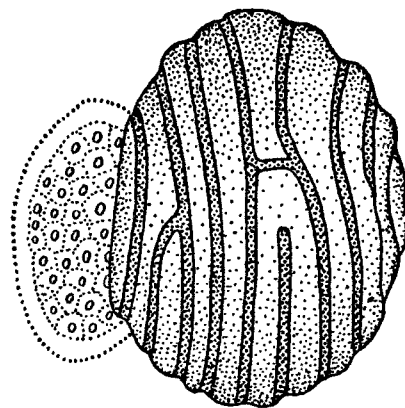


Рис. 208. *Coelomomyces*. Покоящиеся спорангии с зооспорами (выход зооспор)

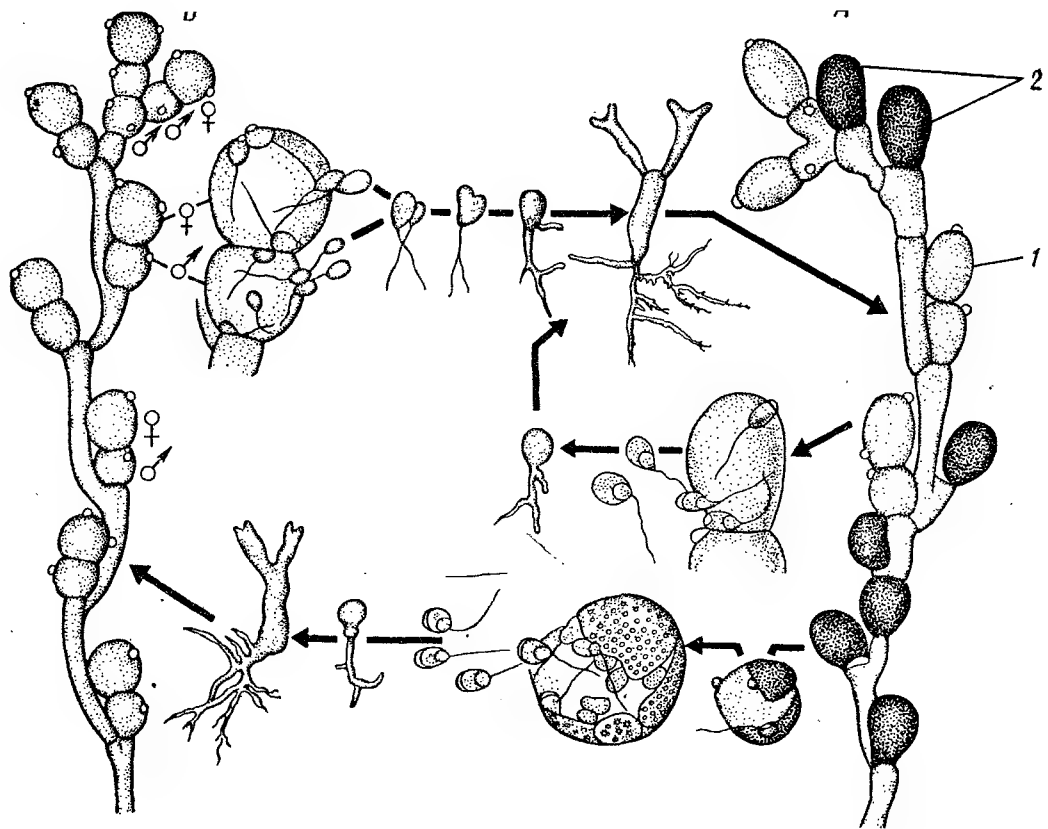


Рис. 209. Цикл развития *Allomyces arbusculus*. А — спорофит с зооспорангиями (1) и цистами (2); Б — гаметофит с гаметангиями

на субстрате нежный пушок сероватого или коричневатого цвета длиной 1—2 мм. Мицелий состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных длинных необильно ветвящихся и не имеющих перегородок гиф, несущих органы размножения.

У видов рода моноблефарис (*Monoblepharis*) при температуре 8—11 °С на концах гиф по одному образуются длинные цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся от несущей их гифы перегородкой (рис. 210, А, 1). Овальные зооспоры, имеющие длинный гладкий жгутик на заднем конце, располагаются обычно в один ряд и выходят постепенно через отверстие на вершине зооспорангия. Вначале зооспоры движутся медленно, амeboобразно и часто надолго задерживаются, прикрепившись жгутиком к краю отверстия зооспорангия. Затем они уплывают и, найдя подходящий субстрат, оседают на него, одеваются оболочкой и прорастают сразу с двух концов, образуя ризоиды и гифы. Формирование нового зооспорангия чаще всего начинается сбоку (симподиально) под опустевшим, иногда новый зооспорангий врастает в оболочку опустевшего (пролиферация). Таким образом, на одном талломе могут развиваться несколько генераций зооспор.

Половой процесс оогамный. При температуре 20—21 °С на талломе появляются оогонии и антеридии. У одних видов антеридии располагаются под оогониями, у других — над ними. В оогонии формируется

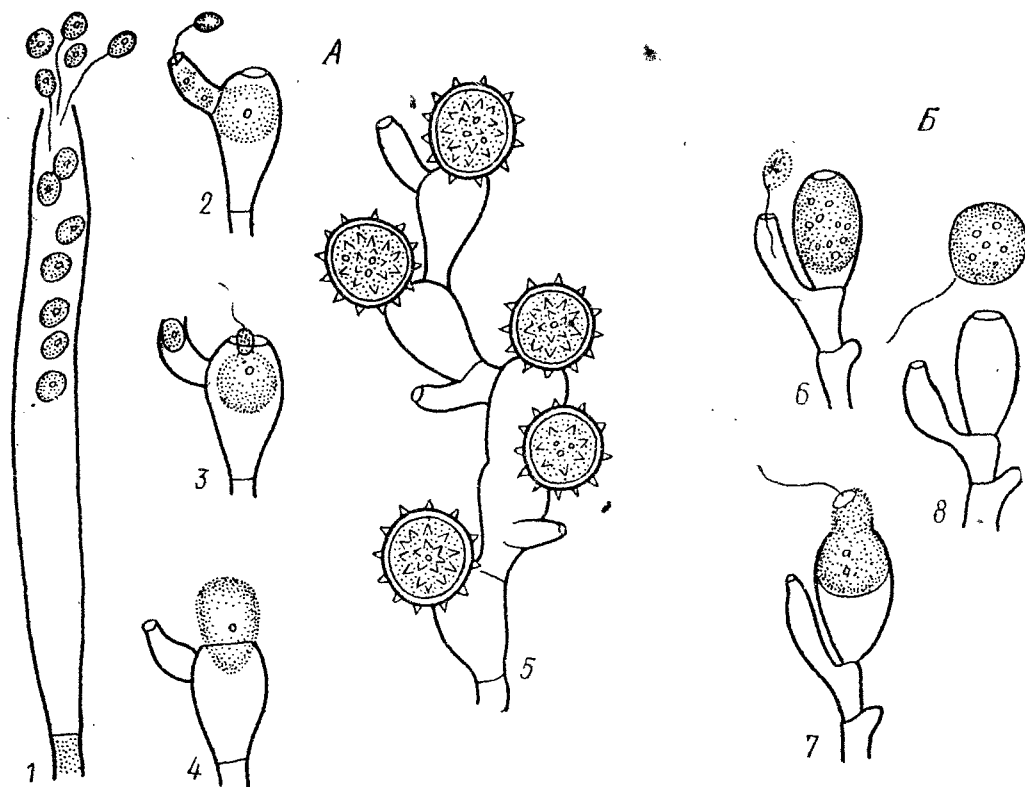


Рис. 210. *Monoblepharis* (А) и *Monoblepharella* (Б):

1 — зооспорангий *Monoblepharis macrandra*, 2—5 — оогоний, антеридий и зиготы *Monoblepharis polymorpha*, 6—8 — *Monoblepharella taylori* — оогоний, антеридий и планозигота

одна яйцеклетка, а в антеридии четыре — восемь (у некоторых видов больше) сперматозоидов, похожих на зооспоры, но мельче и с еще более резко выраженным амебоидным движением. Сперматозоиды выползают из отверстия антеридия и движутся амебообразно или подплывают к оогонию, на котором сверху появляется воспринимающий сосочек, выделяющий наружу вещество, привлекающее сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний и сливается с яйцеклеткой. У многих видов оплодотворенная яйцеклетка выходит из оогония и на его вершине одевается многослойной оболочкой, превращаясь в покоящуюся ооспору (рис. 210, А, 5). У некоторых видов зигота формирует ооспору внутри оогония. При прорастании после периода покоя оболочка ооспоры раскалывается и появляется мицелий.

В почве тропических стран обитают виды рода моноблефарелла (*Monoblepharella*), содержащие в оогонии одну или несколько яйцеклеток, которые после оплодотворения выползают из оогония и плавают некоторое время при помощи жгутика сперматозоида (рис. 210, Б). Зиготы видов моноблефареллы могут долго сохранять жизнеспособность в сухом состоянии, что представляет собой приспособление к периоду тропической засухи.

По образу жизни и степени развития таллома моноблефаридовые близки к бластокладиевым, но у моноблефаридовых оогамный половой

процесс (а не изо- или гетерогамия) и отсутствует смена поколений. Можно предположить, что обе группы происходят от каких-то общих предков (жгутиковых).

КЛАСС ГИФОХИТРИДИЕВЫЕ — HYPHOSHYTRIUMYCETES

Среди представителей класса, насчитывающего около полутора десятков видов, имеются паразиты главным образом пресноводных и морских водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных, немногие живут как сапротрофы на остатках растений и насекомых, в воде и во влажной почве.

Вегетативное тело представлено или голой цитоплазменной массой (у более примитивных), или имеется ризомицелий, у некоторых с собирательными клетками.

Общее направление эволюции в пределах этого класса — такое же, как у хитридиевых грибов, и в нем есть очень много форм, сходных с хитридиевыми грибами. Основное отличие заключается в том, что подвижные стадии гиφοхитридиевых грибов имеют один передний перистый жгут. Это дает основание считать представителей этого класса группой, стоящей особняком, филогенетически не связанной ни с каким другим классом грибов (слепая ветвь эволюции).

КЛАСС ООМИЦЕТЫ — OOMYCETES

Класс включает большую группу наиболее широкоизвестных водных грибов, обитающих на растительных остатках, трупах животных или паразитов водорослей, других водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые живут в почве. Наиболее высокоразвитые — облигатные паразиты высших наземных растений.

Вегетативное тело варьирует от одноклеточного образования у более примитивных форм до хорошо развитого неклеточного мицелия.

Бесполое размножение — зооспорами, у немногих — конидиями. Половой процесс оогамный, но в отличие от моноблефаридовых содержимое антеридия не дифференцировано на гаметы.

Класс занимает особое положение среди всех других прежде всего потому, что зооспоры этих грибов характеризуются двумя жгутами примерно равной длины. Один из них снабжен отростками (перистый), другой — гладкий. Состав клеточной стенки также уникален среди грибов, так как основу ее составляют целлюлоза и глюканы, а хитин отсутствует. Указанные особенности затрудняют определение систематического положения представителей этого класса. Возможно, что филогенетически они стоят ближе к разножгутиковым водорослям, чем к другим группам грибов.

В состав класса входит несколько порядков, из которых важнейшие — сапролегниевые (*Saprolegniales*), лептомитовые (*Leptomitales*) и пероноспорные (*Peronosporales*).

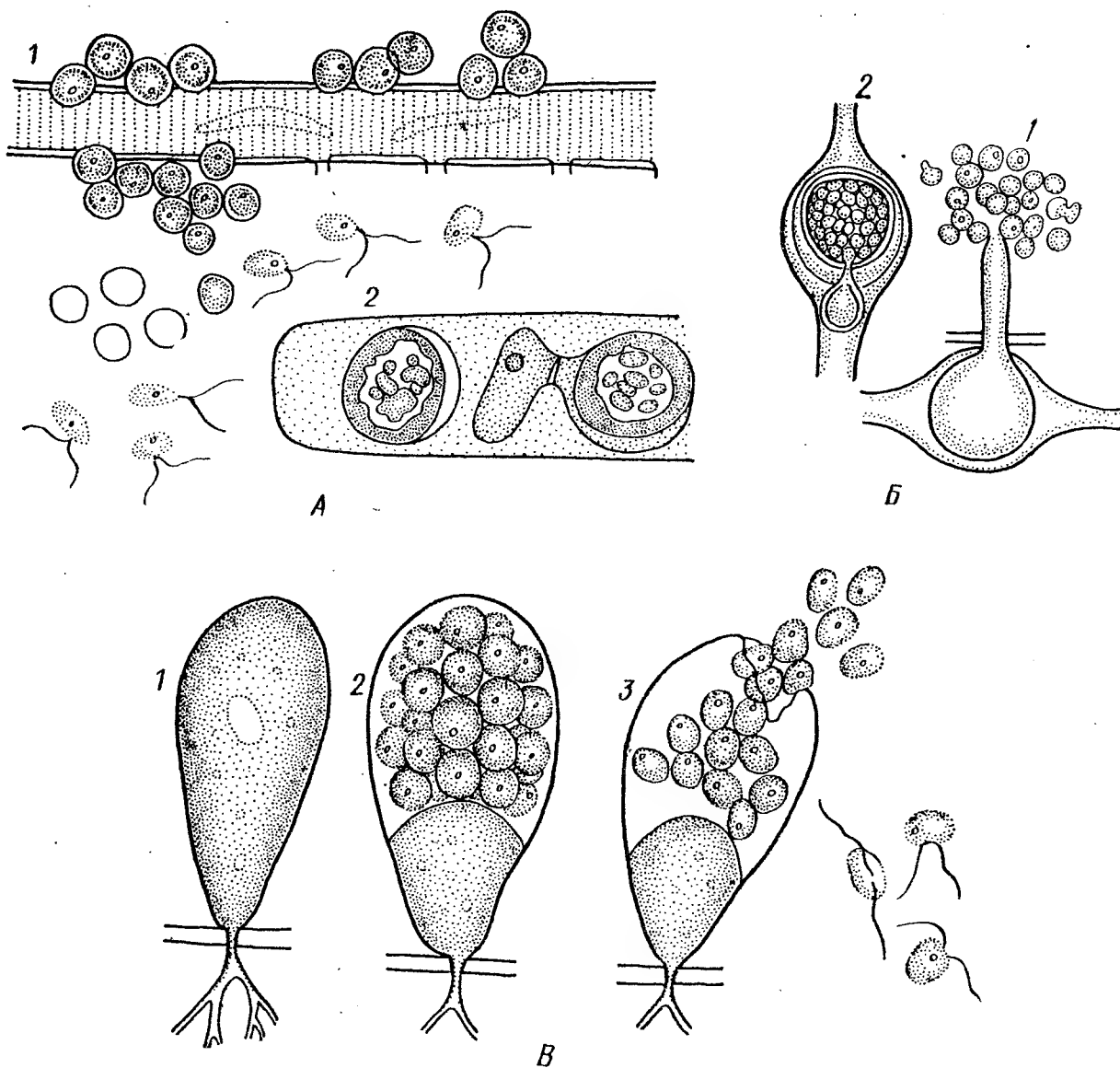


Рис. 211. А — *Ectrogella*:

1 — часть клетки диатомовой водоросли *Synedra* с инцистированными первичными зооспорами, внизу — первичные зооспоры (грушевидные), пустые оболочки цист и вторичные зооспоры (почковидные), 2 — диатомея с двумя покоящимися спорами (правая образовалась в результате полового процесса);

Б — *Pythiella vernalis*:

1 — спорангий в гифе *Pythium* (вторичные зооспоры начинают выходить из цист), 2 — покоящаяся спора с маленькой антеридиальной клеткой и оплодотворяющим отростком;

В — *Thraustochytrium*:

1 — таллом, 2 — образование зооспор и пролиферация таллома, 3 — выход зооспор

Порядок сапролегниевые — Saprolegniales

Большинство представителей — водные сапротрофы на остатках животных или растений. Некоторые паразитируют на икре рыб и лягушек, на рыбах, беспозвоночных животных, на морских и пресноводных водорослях, на водных грибах, на корнях высших наземных растений.

У одних видов вегетативное тело одноклеточное, микроскопических размеров, напоминающее вегетативное тело хитридиевых грибов, у многих — хорошо развитый неклеточный мицелий.

Бесполое размножение — двужгутиковыми зооспорами, причем у многих существуют две стадии зооспор, последовательно сменяющие друг друга, — явление так называемого дипланетизма, сопровождающегося диморфизмом, поскольку зооспоры обеих стадий различны по внешнему виду.

Половой процесс оогамный, причем в оогонии образуются у некоторых одна, а у большинства много яйцеклеток, на формирование которых идет все содержимое оогония, а антеридий не дифференцирован на гаметы. Оплодотворение происходит путем переливания цитоплазмы и ядра из антеридия в яйцеклетку через оплодотворяющий отрог, отходящий от антеридия и проникающий внутрь оогония (сифоногамия). В результате полового процесса образуется ооспора, которая обычно прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием на конце.

Одноклеточный микроскопический таллом имеют, например, виды родов эктрогелла (*Ectrogella*), питиелла (*Pythiella*), траустохитриум (*Thraustochytrium*) (рис. 211).

Виды рода эктрогелла паразитируют в клетках пресноводных и морских диатомовых водорослей, вызывая их гипертрофию и быстрое разрушение хроматофоров. При этом некоторые из них способны растворить кремниевую основу панциря диатомей. В клетке диатомеи вегетативное тело целиком превращается в зооспорангий с целлюлозной стенкой, из которого выходят зооспоры грушевидной формы со жгутиками на переднем конце. Через некоторое время после выхода из зооспорангия зооспоры инцистируются, а затем из цисты появляется почковидная зооспора с прикрепленными сбоку жгутиками. Заражение диатомей начинается с ранней весны и к середине лета инфекция часто принимает характер эпифитотии, т. е. почти 90 % популяции диатомей может быть поражено грибом.

Для морских сапротрофов из рода траустохитриум характерен одноклеточный таллом с ризомицелием, очень напоминающий таллом некоторых хитридиевых грибов, например ризофидиум. Особенно хорошо изучен *Thraustochytrium proliferum*, поселяющийся на поверхности таллома морской сифоновой водоросли *Bryopsis*.

Некоторые виды этого рода хорошо развиваются на пыльце сосны, помещенной в морскую воду, и таким образом их можно «выманить». Следует указать, что правомерность помещения этого рода в порядок Saprolegniales еще недостаточно обоснована хотя бы потому, что жгутики зооспор траустохитриевых грибов отличаются не только строением, но и неодинаковой длиной. Существуют некоторые отличия и другого порядка.

Центральное место в порядке занимает семейство сапролегниевые (Saprolegniaceae). К нему относятся водные грибы с хорошо развитым неклеточным мицелием. Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев, семена конопли (лучше предварительно раздавленные) или подвесить на ниточке кусочки вареного куриного

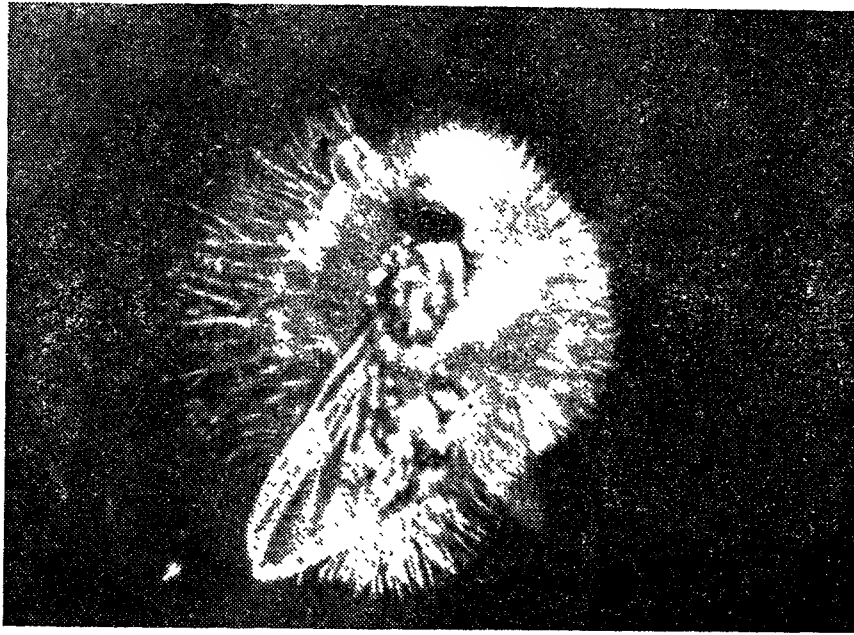


Рис. 212. Сапролегния на трупe мухи

яйца (белка), то через четыре — шесть дней вокруг субстрата разовьется белый пушок мицелия длиной 1 см и более (рис. 212). В субстрат внедряются короткие тонкие ризоидальные гифы, а пушок состоит из более толстых и маловетвящихся гиф. Через некоторое время на концах свободных гиф образуются булавовидные или цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся перегородкой от несущей гифы (рис. 213, А). Зооспоры выходят через отверстие на вершине зооспорангия (рис. 213, Б). У представителей разных родов в деталях бесполого размножения имеются существенные отличия. У видов рода *Saprolegnia* зооспоры, вышедшие из зооспорангия, имеют грушевидную форму и несут два жгутика на переднем конце. Поплавав некоторое время (примерно полчаса), они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя, а затем прорастают, выпуская почковидную зооспору со жгутиками, прикрепленными сбоку. Эти вторичные зооспоры имеют обычно более длительный период плавания. Найдя подходящий субстрат, они садятся на него, втягивая жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в мицелий. Для этого рода характерно также явление пролиферации при формировании нового зооспорангия, т. е. он врастает в оболочку старого, опустевшего (рис. 213, В).

У видов рода ахлия (*Achlya*), часто встречающегося вместе с сапролегнией, зооспоры, выйдя из зооспорангия, сейчас же одеваются оболочкой и образуют скопления у отверстия зооспорангия, т. е. у них подавлена стадия грушевидных зооспор. Новые зооспорангии у видов ахлия появляются обычно сбоку от основания опустевшего спорангия и затем сдвигают его в сторону, т. е. образуются симподиально (рис. 214, А). У видов рода диктиухус (*Dictyuchus*) зооспоры одеваются оболочкой еще в зооспорангии. Сформировавшиеся в этих обо-

лочках почковидные зооспоры выходят каждая из своего отверстия в оболочке зооспорангия, а пустые оболочки зооспор остаются внутри зооспорангия в виде сеточки, в связи с чем его называют «сетчатый зооспорангий» (рис. 214, Б). У видов этого рода зооспорангии обычно развиваются цепочкой один за другим.

При определенных условиях у видов этих родов зооспоры могут вообще не выходить из зооспорангия, а прорасти гифами, выходящими наружу. Такой тип прорастания особенно характерен для видов рода апланес (*Aplanes*, рис. 214, В).

У видов некоторых родов, обитающих в почве, подвижная стадия вообще утрачена.

При половом процессе на мицелии развиваются оогонии и антеридии. Первые представляют собой

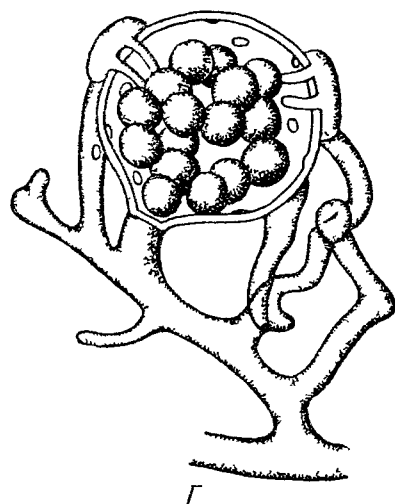
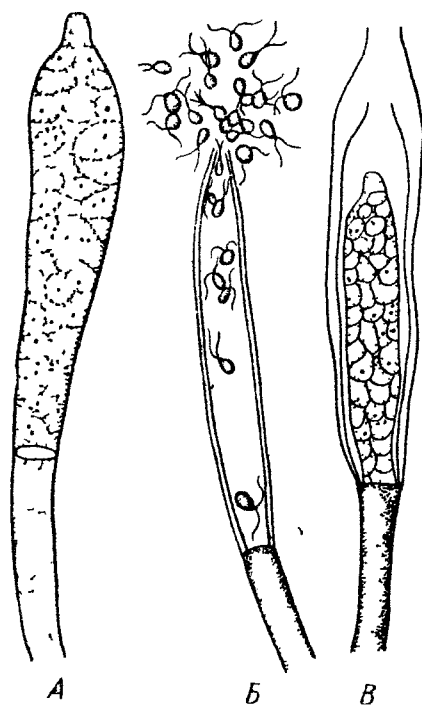


Рис. 213. Сaproлегния. А — зооспорангий; Б — выход зооспор; В — пролиферация зооспорангия; Г — оплодотворение (оогоний и два антеридия)

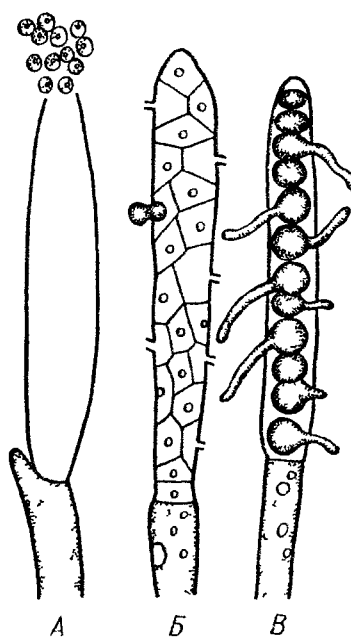


Рис. 214. Зооспорангии. А — *Achlya*, Б — *Dictyuchus*, В — *Aplanes*

чаще всего шаровидное вздутие на короткой боковой ветви, отделенное от нее перегородкой. У большинства в этом вздутии развивается несколько яйцеклеток, на построение которых идет весь протопласт оого-

ния. Антеридии представляют собой небольшие конечные многоядерные участки так называемых антеридиальных ветвей мицелия, также отделенные перегородками. У одних сапролегниевых грибов они развиваются на том же мицелии, что и оогоний (гомоталлические виды), а у других — на другом (гетероталлические виды). Антеридиальные ветви подрастают к оогонию, антеридий плотно прикладывается к его оболочке и пускает оплодотворяющие отростки (один или несколько) внутрь оогония через поры, заметные в виде маленьких кружочков в оболочке оогония (рис. 213, Г). Ядро и цитоплазма антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток. После оплодотворения развивается ооспора, одевающаяся толстой оболочкой.

Имеются данные о том, что таллом сапролегниевых грибов — диплоидное образование, а число хромосом редуцируется при формировании гамет.

Культивирование многих сапролегниевых грибов дало возможность изучить многие интересные моменты в их развитии. При хороших, постоянно возобновляемых источниках питания неограниченно долго происходит их чисто вегетативное развитие. Если перенести такой мицелий в среду, бедную питательными веществами, развиваются зооспорангии и начинается процесс бесполого размножения. Введением в среду некоторых питательных веществ в определенных концентрациях, например аминокислот, можно вызвать половой процесс. Таким образом, развитие этих грибов поддается управлению. Начало подобным исследованиям было положено классическими работами Г. Клебса (1896, 1898, 1900, 1904).

В середине текущего столетия было установлено, что вся последовательность формирования половых органов и полового процесса в целом направляется рядом половых гормонов, поочередно выделяемых партнерами в окружающую среду.

В аквариумах и в природе, в водоемах со слабо текущей и недостаточно аэрируемой водой сапролегниевые грибы могут развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель (рис. 215). Это заболевание (сапролегниоз) наносит большой ущерб при разведении таких ценных пород рыб, как осетровые, судак, а во время зимовки — карпу и другим растительноядным рыбам.

Некоторые виды сапролегниевых грибов из родов лептолегния (*Leptolegnia*), зоммершторфия (*Sommerstorffia*) паразитируют на рачках, моллюсках, крабах, губках, коловратках. Летом 1950 и 1951 гг. отмечалась массовая гибель планктонного рачка *Eurytemora hirundoides* у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря в результате поражения грибом *Leptolegnia baltica*. Это привело к снижению промысла сельди, для которой эти планктонные организмы служат основной пищей, составляя обычно более 50, а часто 80—90 % всего зоопланктона.

В условиях влажной почвы многие растения поражаются видами рода афаномицес (*Aphanomyces*). Заболевание называется «корнеед», так как гриб развивается главным образом в области корневой шейки.

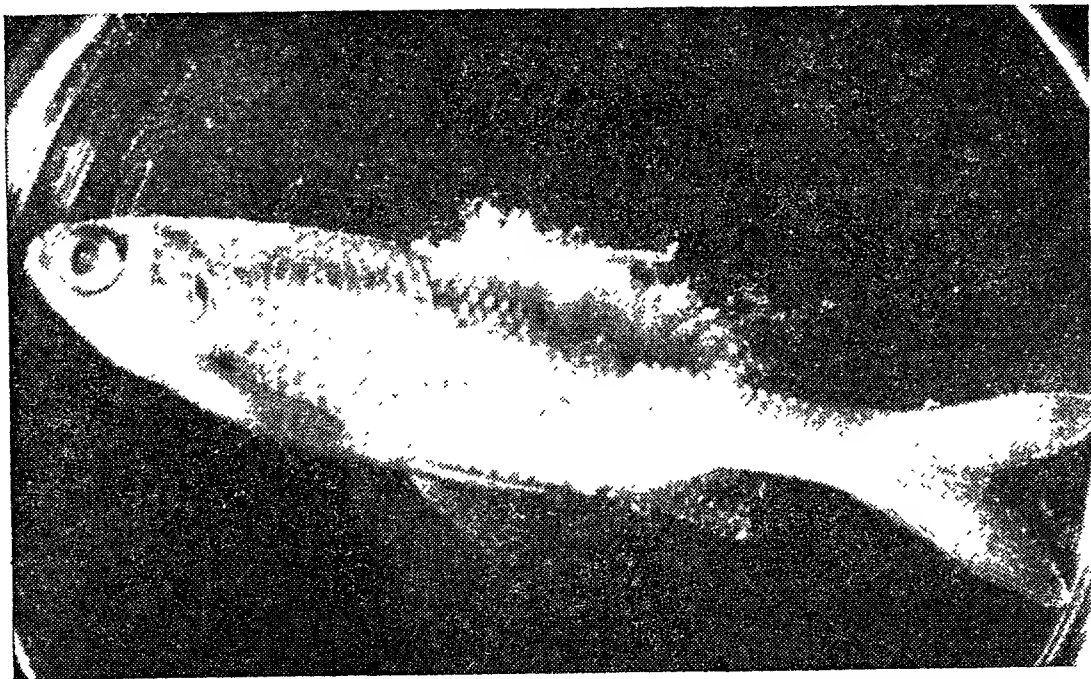


Рис. 215. Рыба, пораженная сапролегниевым грибом

Особенно страдают проростки таких растений, как свекла, люцерна, горох и др.

Происхождение и филогенетические связи сапролегниевых грибов не вполне ясны. Можно только с уверенностью утверждать, что они, как и оомицеты в целом, представляют линию развития, отличную от одножгутиковых форм, и развивались независимо от них.

Порядок лептомитовые — *Leptomitales*

Сапротрофы, живущие в пресных водах на растительных остатках (ветвях, плодах). Отличаются от сапролегниевых, во-первых, строением вегетативного тела, которое имеет вид или очень тонких ветвящихся гиф с перетяжками и ложными перегородками, или крупных цилиндрических или округлых клеток с ризоидами в нижней части и ветвящимися на верхушке; во-вторых, репродуктивными органами, располагающимися на ножках. Кроме того, некоторые из них, например лептомитус (*Leptomitus*), в отличие от сапролегниевых способен редуцировать сульфаты и использовать серу в своем метаболизме, но не может усваивать аммонийный азот. Источником углерода для лептомитуса служат аминокислоты.

Наиболее известный и практически важный представитель лептомитовых — *Leptomitus lacteus* — очень характерен для сильнозагрязненных Kloачных вод (полисапроб). Из конечных участков его тонкого мицелия или из участков гиф на его протяжении образуются удлиненные зооспорангии, иногда один за другим (рис. 216, А). Половой процесс у этого гриба неизвестен. При обильном развитии ми-

целия *L. lacteus* он забивает водоочистные сооружения, орудия лова рыб и т. п., чем причиняет значительный вред.

Виды рода рипидиум (*Rhipidium*) развиваются на поверхности разлагающихся плодов в воде, часто вместе с грибами из порядков бластокладиевые, моноблефаридовые (*Blastocladia*, *Gonapodya*), имеющими с ними внешнее сходство (рис. 216, Б).

Из того факта, что в пределах этого порядка можно найти как удлинённые зооспорангии, похожие на зооспорангии сапролегниевых, так и округлые, как у членов следующего порядка — пероноспоры, можно предположить, что этот порядок следует рассматривать как переходный от сапролегниевых к пероноспорам. Это предположение подкрепляется тем, что у *Rhipidium* и некоторых других родов лептомитовых в оогонии кроме яйцеклетки имеется периплазма. Последнее представляет одну из характерных особенностей видов порядка пероноспоры.

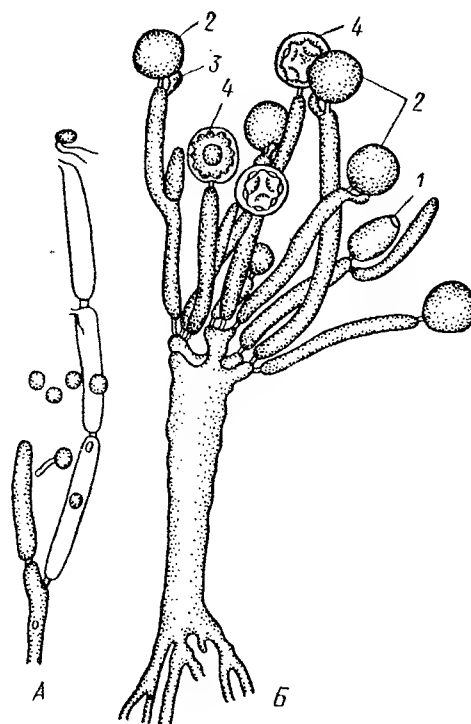


Рис. 216. А — *Leptomitum*, Б — *Rhipidium*; таллом с зооспорангиями (1), оогониями (2) и антеридиями (3), зиготами (4)

Порядок пероноспоры — Peronosporales

Порядок содержит более 500 видов грибов, весьма разнообразных по образу жизни и по морфологии. В пределах порядка ясно прослеживается эволюция от водных форм к наземным и от сапротрофного образа жизни к облигатному паразитизму.

От сапролегниевых грибов пероноспоры прежде всего отличаются тем, что при формировании оогония не все его содержимое идет на построение единственной яйцеклетки, часть его остается в виде так называемой периплазмы, окружающей яйцеклетку. Периплазму можно рассматривать как прогрессивный признак, так как она обеспечивает развитие ооспоры и формирование ее оболочки.

Порядок пероноспоры включает следующие семейства: питиевые (*Pythiaceae*), пероноспоры (*Peronosporaceae*), альбуговые (*Albuginaceae*).

Питиевые грибы — начальное звено в эволюции грибов этого порядка. Большинство видов еще тесно связано с водной средой обитания. Они широко распространены в природе на всех континентах, обитая в пресной и морской воде, в различных почвах сапротрофно и на высших наземных растениях.

Вегетативное тело их представлено очень тонким (часто толщиной не более 3 мкм) не клеточным мицелием.

Бесполое размножение осуществляется почковидными двужгути-

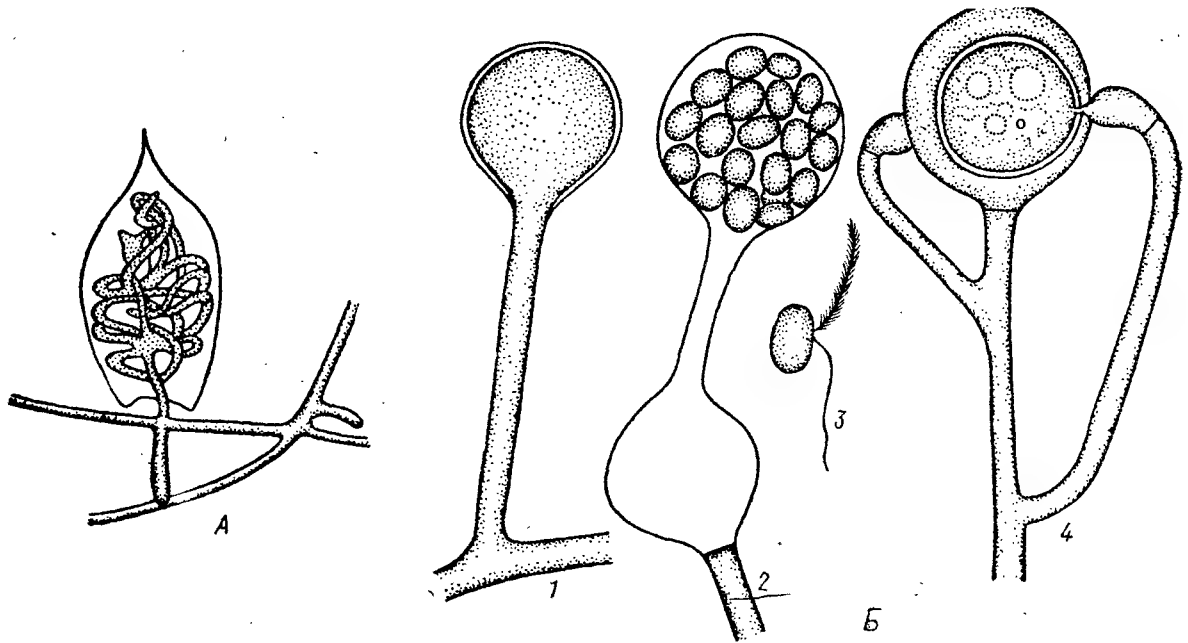


Рис. 217. А — *Zoophagus*; Б — *Pythium debaryanum*:

1 — молодой зооспорангий, 2 — прорастание зооспорангия пузырем, 3 — зооспора, 4 — половой процесс (оогоний с яйцеклеткой и два антеридия)

ковыми зооспорами, развивающимися в зооспорангиях. Последние или похожи на зооспорангии сапролегниевых, т. е. цилиндрические, или у большинства — шаровидные, овальные или лимоновидные, образующиеся на слабодифференцированных спорангиеносцах (у некоторых целиком опадающие после созревания).

Нитевидные цилиндрические и непадающие зооспорангии свойственны, например, видам рода зоофагус (*Zoophagus*), обитающим в воде и паразитирующим на коловратках. Короткие заостренные боковые гифы их тонкого мицелия выделяют клейкие вещества и служат для улавливания коловраток. Обычно коловратки захватывают гифу в ротовое отверстие, гифа врастает в полость тела животного и разрастается там (рис. 217, А).

Род питиум (*Pythium*), включающий около 140 видов, отличается очень широкой экологической амплитудой. В пределах рода есть сапрофиты, живущие в морских и пресных водоемах, в почве, на остатках растений и животных, паразиты водорослей и животных, большинство же паразитирует на высших наземных растениях.

Некоторые виды питиума имеют большое практическое значение, например *P. debaryanum*, паразитирующий на корнях сеянцев древесных пород, свеклы, салата, капусты, редиса, огурцов, табака, кукурузы и многих других культурных и дикорастущих растений. Заболевание, вызываемое этим грибом, называется «корнеедом» и симптомы поражения внешне сходны с «черной ножкой» (возбудитель — *Olpidium*). В отличие от нее при помещении больных растений в условия повышенной влажности на пораженном месте появляется паутинистый или войлочный налет мицелия питиума. Тонкий мицелий гриба пронизывает клетки пораженной ткани и быстро их убивает. На мицелии

развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии (рис. 217, Б). Зрелый зооспорангий шаровидно вздувается и чаще всего прорастает на месте, образуя боковой пузырь, куда переходит содержимое зооспорангия, распадающееся в пузыре на двужгутиковые зооспоры. Иногда такой зооспорангий опадает целиком, переносится ветром на другие места и прорастает там зооспорами, т. е. по способу распространения его уже можно сравнивать с конидией.

Близкий вид — *P. irregulare* — может поражать сахарную свеклу в течение всего периода вегетации, вызывая отмирание сосудов листьев и корней (черный сосудистый некроз). Особенно вредоносен этот паразит для всходов древесных пород.

Очень важное практическое значение имеют виды рода фитифтора (*Phytophthora*). В отличие от видов рода *Pythium* для видов рода *Phytophthora*, которых в настоящее время известно около 70, характерен более хорошо развитый и более толстый мицелий, симподиально ветвящиеся спорангиеносцы, отличающиеся от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии имеют лимоновидную, яйцевидную, шаровидную форму и сосочек на вершине, у некоторых видов вскрывающийся крышечкой. Они опадают со спорангиеносцев и так распространяются. Зооспоры формируются в зооспорангиях и выходят из него поодиночке или иногда одетые общим пузырем. В некоторых случаях зооспорангии прорастают гифой.

В пределах этого рода имела место определенная эволюция.

Некоторые виды могут длительно жить в почве как сапротрофы на растительных остатках. При благоприятных условиях они временно переходят к паразитизму на растениях, которые заражаются грибом обычно через поврежденные места и быстро гибнут под действием его токсинов, а грибок снова может вернуться к сапротрофной жизни в почве. Эти так называемые факультативные паразиты не специализированы как в целом по отношению к растениям-хозяевам, так и по отношению к их органам и тканям. Для других видов характерна более длительная по времени жизнь в качестве паразитов. Они заражают живые ткани через устьица, при этом мицелий распространяется преимущественно по межклетникам, внедряя в клетки особые ответвления — гаустории, посредством которых грибок питается. Его воздействие на хозяина становится более мягким, постепенным, так как возрастает его зависимость от растения-хозяина, а возврат к сапротрофной жизни в почве становится все более невозможным. Такие виды отличаются более узкой специализацией в отношении выбора хозяина и поражаемых органов растений. К этой категории относится много опасных паразитов высших наземных растений.

Наибольшее значение имеет паразит ботвы и клубней картофеля, листьев и плодов томатов и других представителей пасленовых — *Phytophthora infestans*, или картофельный грибок. Мицелий гриба идет преимущественно по межклетникам, а в клетки внедряет гаустории. Пораженные участки быстро отмирают, и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани (рис. 218, А). По краю такого пятна с нижней стороны листа бывает хорошо заметен, особенно во влажную погоду, беловатый пушок. Он представляет собой скопление спорангиеносцев,



Рис. 218. *Phytophthora infestans*.
 А — пораженный лист картофеля;
 Б — конидиеносец; В — пораженные клубни (разрез)

или конидиеносцев, высовывающихся из устьиц целыми пучками. Они симподиально ветвятся и несут лимоновидные зооспорангии (рис. 218, Б), которые всегда отваливаются целиком и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают через почву на клубни. В капле воды они прорастают зооспорами, которые после некоторого периода движения округляются, а затем развивают гифы, проникающие или внутрь листа (через устьица или непосредственно через эпидермис), или в клубень. В сухую погоду могут прорасти прямо в гифы, т. е. фактически и по способу прорастания превращаются в конидии. Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев (или конидий, как их чаще называют) и заражение растений происходят главным образом ночью или под утро. В дождливую погоду или при обильных росах и туманах ботва гибнет в течение 7—10 дней на десятках и сотнях гектаров. Массовое зара-

жение клубней наблюдается в основном при копке картофеля. На клубнях появляются пятна свинцово-серого цвета (рис. 218, В). При хранении недостаточно просушенных клубней в условиях повышенной влажности и температуры они начинают гнить. Присутствие паразита стимулирует амилазу клубня, и крахмал переходит в сахар. На зараженных клубнях обильно развиваются бактерии, и гниль из сухой превращается в мокрую.

Ооспоры наблюдаются редко, потому что гриб гетероталличен и для их образования необходимо присутствие штаммов обоих типов спаривания.

Паразит был завезен в Европу из Южной Америки в 30-х годах прошлого столетия и быстро распространился по всему земному шару. В 1845 г. констатирована первая, очень сильная эпифитотия, в результате которой в ряде стран Европы, особенно в Ирландии, погибла значительная часть урожая. С тех пор и по настоящее время наблюдаются вспышки фитофтороза, особенно сильные в районах с влажным климатом. В настоящее время разработана система мероприятий, обеспечивающих борьбу с фитофторозом, среди которых на первое место можно поставить выведение устойчивых сортов.

На картофеле паразитирует также другой вид — *Phytophthora erythroseptica* — причина так называемой краснины картофеля (на клубнях). Этот вид был впервые описан как паразит корицы и авакадо на о. Суматра. В настоящее время распространен по всему земному шару и способен поражать более 200 видов растений. Из других видов большое значение имеет *P. cambivora* — возбудитель «чернильной болезни» каштанов в Южной Европе. У зараженных деревьев разруша-

ется камбий, они выделяют черную жидкость, похожую на чернила, и гибнут через два-три года после заражения. Поражаются и другие тропические и субтропические растения, например грецкий орех, пробковый дуб, хинное дерево. На табаке в жарких странах паразитирует одна из форм гриба *P. parasitica* — также один из самых распространенных вредителей тропических растений (папайя, хлебное дерево, какао, пальмы и т. д.).

Пероноспоровые грибы в отличие от питиевых — все облигатные паразиты, вся жизнь которых связана с растением-хозяином (высшие растения) и вне его они находятся в природе лишь в покоящемся состоянии. Заболевание, вызываемое ими, называется «ложная мучнистая роса», а сами грибы — ложномучнеросные. Многоядерный неклеточный мицелий их хорошо развит, проходит по межклетникам, а внутри клеток имеются только гаустории.

При бесполом размножении из устьиц растения-хозяина выходят многочисленные, почти у всех определенным образом ветвящиеся и сильно отличающиеся от мицелия спорангиеносцы, или конидиеносцы, на которых образуются зооспорангии или конидии — многоядерные, овальные, большей частью не имеющие заметного носика клетки, сидящие по одной на остроконечных выростах конидиеносцев. Они легко опадают и разносятся ветром или каплями дождя. Отделение их происходит отчасти благодаря гигроскопическим движениям конидиеносцев при ничтожных изменениях влажности воздуха. Спороношение хорошо заметно на растении в виде белого или сероватого пушка или войлока. Зооспорангии или конидии у большинства прорастают зооспорами, но могут прорасти и гифой. Ооспоры образуются в тканях растения-хозяина, что часто приурочено к концу его вегетации. Ооспора прорастает или непосредственно зооспорами, или короткой гифой с конидией на конце, или гифой.

Различие между родами основано на строении конидиеносцев (рис. 219). Так, для рода плазмопара (*Plasmopara*) характерно моноподиальное ветвление конидиеносца, у которого веточки отходят почти под прямым углом (рис. 219, А). Важнейший вид этого рода — *P. viticola* — возбудитель одной из наиболее опасных болезней винограда — ложной мучнистой росы, или мильдю. Гриб поражает листья, побеги, усики, ягоды. Заражение происходит только через устьица, и внутри ткани развивается межклеточный мицелий с шаровидными гаусториями. Вначале на верхней стороне пораженных листьев появляются желтоватые или бледно-зеленые маслянистые пятна, а с обратной стороны листа — обильный пушок белого цвета, который состоит из множества конидиеносцев с конидиями. Иногда на 1 см² листа насчитывается 3 млн. конидий. Зараженные ягоды сморщиваются и опадают. Затем в конце вегетации появляются и ооспоры, зимующие в отмершей ткани.

Гриб родом из Америки и был известен давно, так как все попытки первых европейских колонизаторов культивировать там завезенные ими европейские сорта винограда неизменно кончались неудачами (они быстро поражались и гнили). В 1876—1878 гг. он попал в юго-западную часть Франции, а затем быстро распространился в Европе.

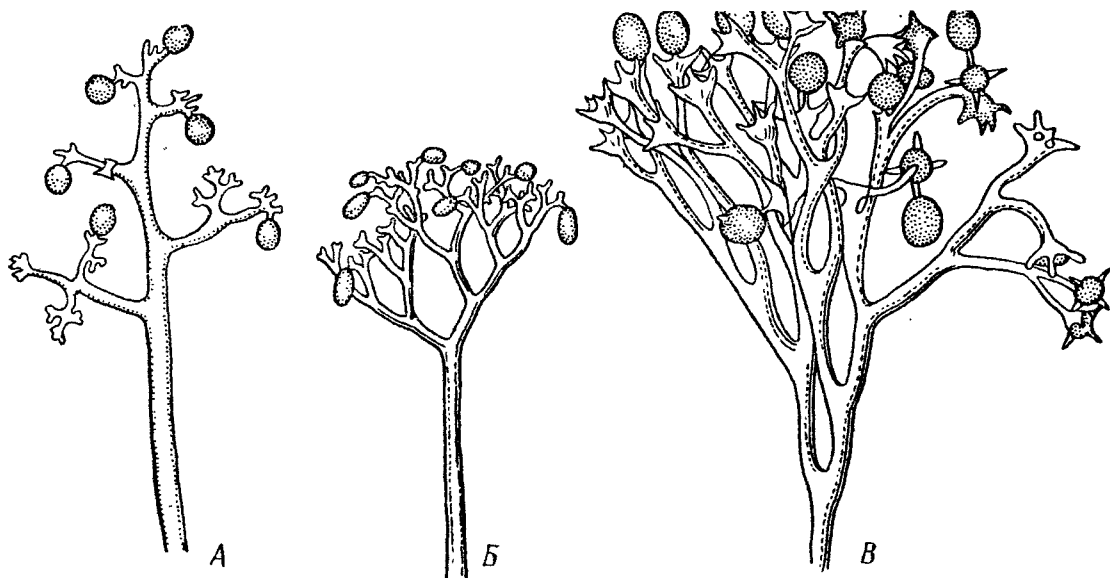


Рис. 219. Конидиеносцы пероноспоровых грибов; А — *Plasmopara*; Б — *Peronospora*; В — *Bremia*

Самый действенный способ борьбы с милдью винограда — опрыскивание бордоской жидкостью (смесь медного купороса со свежегашеной известью), которое проводят обычно несколько раз в течение сезона с учетом метеорологических показаний, так как известно, что весной первое прорастание ооспор и заражение (как и последующие) наблюдается при температуре не ниже 13°C и при влажности воздуха выше 95 %. Чем выше температура (оптимум 24°C), тем короче инкубационный период, т. е. время, прошедшее от момента заражения до появления новых конидиеносцев с конидиями. Необходимо также осенью уничтожать растительные остатки, в которых зимуют ооспоры, и соблюдать определенные правила культивирования виноградных лоз.

На подсолнечнике очень вредоносен другой вид этого рода — *P. helianthi*, завезенный в Европу из Северной Америки в XX в. Заражение происходит через корневые волоски. Пораженные растения отстают в росте, листья их имеют меньшие размеры и с нижней стороны покрыты сплошным войлочным налетом конидиеносцев. Образующиеся семена или совсем пустые, или неполноценны.

Род пероноспора (*Peronospora*) наиболее богат по количеству видов, для которых характерны дихотомически ветвящиеся конидиеносцы (рис. 219, Б). Образующиеся на них конидии прорастают всегда гифой, т. е. это настоящие конидии и по способу распространения, и по способу прорастания. Виды рода пероноспора паразитируют на разных растениях; например, *P. tabacina*, распространенный на всех континентах, очень вредоносен для табака в теплицах и в открытом грунте, *P. destructor* поражает репчатый лук, *P. schachtii* — свеклу, *P. arborescens* — мак и т. д.

Семейство альбуговые — несколько уклонившаяся ветвь в эволюции пероноспоровых грибов. Будучи так же, как и виды предыдущего

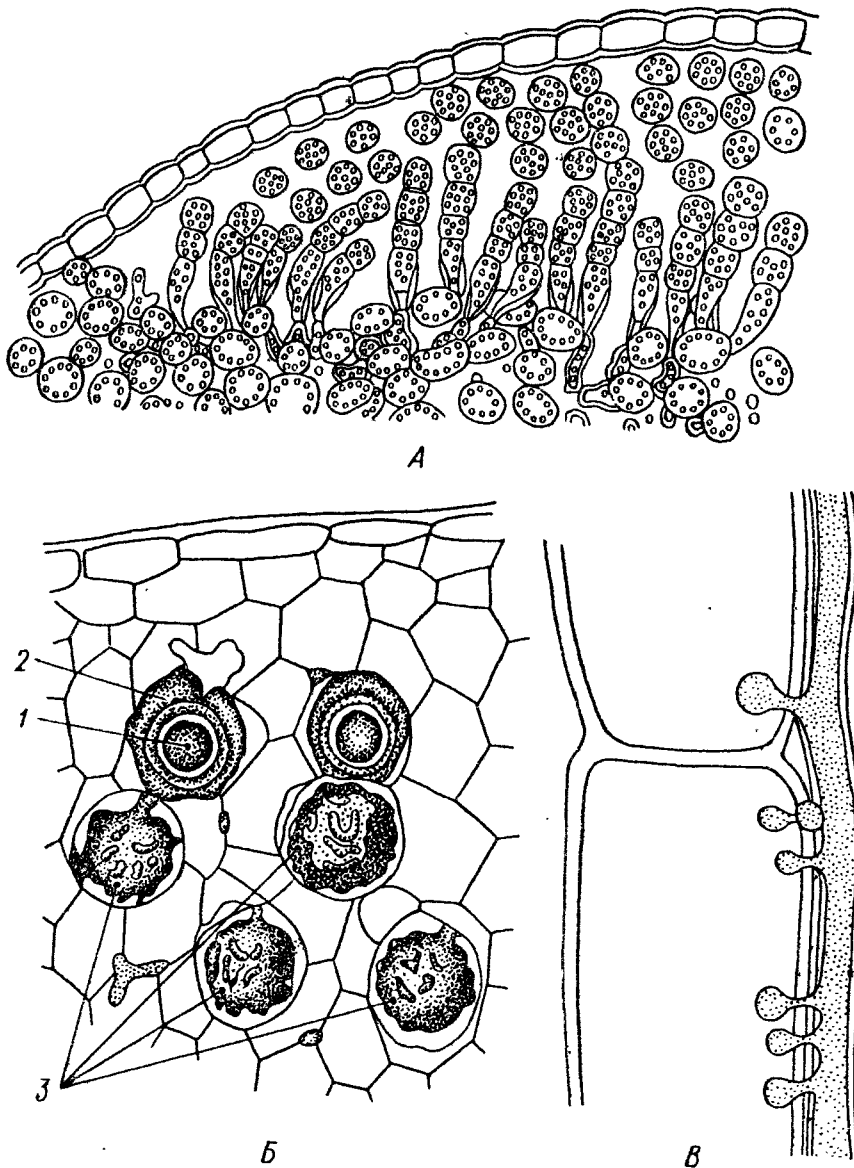


Рис. 220. *Albugo candida*. А — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения; Б — оогонии (1), антеридии (2) и ооспоры (3) в тканях растения-хозяина; В — гаустории в тканях растения-хозяина

семейства, облигатными паразитами высших наземных растений, они обладают всеми теми особенностями, которые свойственны паразитам этой категории, т. е. их хорошо развитый мицелий также распространяется по межклетникам, а питание происходит через гаустории, располагающиеся в клетках растения-хозяина. Характерно, что в начале своего развития паразит не убивает ткани растения, а даже вызывает их разрастание и стимуляцию некоторых жизненных функций растения-хозяина. Способ их бесполого размножения необычен. Их так называемые конидии, образующиеся в цепочках под эпидермисом хозяина на неветвящихся булавовидных конидиеносцах, обычно прорастают зоо-

спорами, т. е. представляют собой зооспорангии. Ооспоры у грибов этого семейства образуются в межклетниках растения-хозяина, как и у других облигатных паразитов.

Самый обычный вид этого семейства — *Albugo candida* — паразитирует на растениях из семейства крестоцветные, например на пастушьей сумке. Гифы гриба пронизывают все растение, посылая внутрь клеток маленькие шаровидные гаустории. На поверхности пораженного растения в отдельных местах (на стеблях, листьях и плодах) появляются округлые белые пятнышки, похожие на небольшие нарывчики или пузырьки от ожогов. Они хорошо заметны на зеленом фоне стебля или листа живого растения (заболевание часто называют белой ржавчиной). Кроме того, у больных растений часто зеленеют лепестки цветков. В отдельных местах пораженной ткани гифы особенно обильно разветвляются. Их кончики, снизу подходя к эпидермису, булабовидно вздуваются, приподнимают эпидермис и начинают отчленять округлые конидии (зооспорангии), соединенные друг с другом в неветвящиеся цепочки. Обычно такие конидиеносцы возникают целым палисадным слоем (рис. 220). Эпидермис приподнимается все больше и больше (тогда пораженный участок и выглядит как нарывчик), а затем разрывается, цепочка зооспорангиев распадается и зооспорангии выходят наружу. Прорастают они обычно в присутствии капельножидкой влаги.

К концу вегетации в межклетниках растения-хозяина появляются крупные ооспоры, одетые буровато-коричневой скульптурированной оболочкой. Они зимуют, а затем прорастают чаще зооспорами или гифой с зооспорангием на конце.

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ — ZYGOMYCETES

Содержит более 500 видов. За немногим исключением, почти все представители класса ведут наземный образ жизни. Среди них имеются как сапротрофы, так и паразиты грибов, высших растений, насекомых, других животных и человека.

Их неклеточный многоядерный мицелий хорошо развит. У некоторых в зрелом состоянии он разделяется на отдельные клетки или с самого начала многоклеточный. В клеточных стенках мицелия содержатся хитин и хитозан.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, одетыми оболочкой или развивающимися внутри особых вместилищ — спорангиев (спорангиоспоры), либо экзогенно на конидиеносцах (конидии). В ряде случаев можно проследить эволюцию, связанную с наземным существованием, от размножения при помощи спорангиоспор к размножению при помощи конидий¹.

Основная особенность зигомицетов, отраженная в названии класса, заключается в своеобразном половом процессе — зигогамии, при кото-

¹ В менее постоянных по сравнению с водной средой условиях наземной жизни на формирование массивного спорангия с большим количеством спор требуется больше времени, чем на образование множества мелких конидий.

ром сливается содержимое двух клеток (отделяющихся при этом перегородками от несущих гиф), не дифференцированных на гаметы. У некоторых видов эти клетки принадлежат одному и тому же мицелию (гомоталлические виды), у большинства — к разным мицелиям (гетероталлические виды). Явление гетероталлизма было впервые обнаружено, описано и изучено А. Блексли (1904 г.) как раз у представителей зигомицетов.

Копулирующие клетки большей частью не различимы по величине и внешнему виду, у некоторых же одна из клеток больше, а другая — меньше или одна из гиф несет придатки за пределами перегородки, отделяющей эту клетку, у другой этих придатков нет. На месте слияния клеток, функционирующих у большинства как гаметангии (так как они многоядерны) или как гаметы (в случае их одноядерности), развивается покоящаяся зигоспора. Иногда такие покоящиеся образования развиваются без слияния клеток (азигоспоры). При прорастании покоящихся спор образуется гифа со спорангием на конце.

Происхождение зигомицетов возможно от каких-то предков, общих с хитридиевыми грибами, или от потерявших подвижность жгутиковых. С другой стороны, их можно связать с сумчатыми грибами (порядок *Endomycetales*).

Класс делится на следующие порядки: мукоровые (*Mucorales*), энтомофторовые (*Entomophthorales*), эндогоновые (*Endogonales*), зоопаговые (*Zoopagales*).

Порядок мукоровые — *Mucorales*

Это самый большой порядок по числу видов (около 400) среди зигомицетов. Мукоровые грибы живут сапротрофно в почве, особенно окультуренной, на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях, на грибах (главным образом на мукоровых же или на шляпочных), на животных и человеке. Часто они образуют пушистые плесневые налеты белого и серого цвета на пищевых продуктах растительного происхождения (хлебе, варенье, плодах, овощах), развиваются на семенах при их хранении и т. п.

Мицелий состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и обычно не имеет перегородок, которые появляются у некоторых только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки, которые затем размножаются почкованием (так называемые мукоровые дрожжи, например *Mucor racemosus*). Кроме того, перегородки, как правило, отделяют спорангии и копулирующие клетки.

Мицелий обычно развивается в субстрате, пронизывая его, а сверху от гиф вырастают спорангиеносцы, оканчивающиеся спорангиями (рис. 221, А). В спорангиях в большом количестве формируются споры бесполого размножения — спорангиоспоры. У некоторых мукоровых грибов наряду со спорангиями имеются еще маленькие спорангии с небольшим числом спор (и даже до одной) — спорангиоли. Есть мукоровые грибы, для которых характерны только спорангиоли. И наконец, имеются представители с бесполом спороношением в виде конидий.

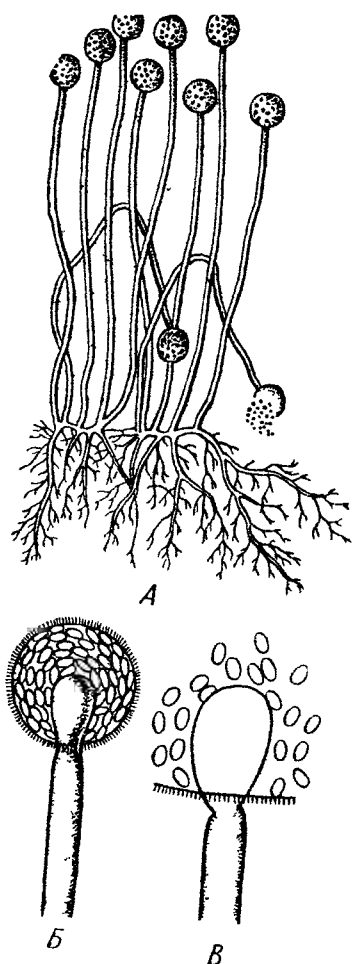


Рис. 221. *Mucor*. А — мицелий и спорангиеносцы со спорангиями на нем; Б — спорангий со спорами; В — колонка и споры

Половой процесс более однотипен, у большинства представляет собой гаметангиогамия. При типично протекающем половом процессе, характерном для большинства мукоровых, началом полового акта служит столкновение кончиков обычно коротких гиф мицелия, несколько вздувающихся на концах и отделяющихся перегородкой от несущей гифы. Перегородка между образовавшимися конечными клетками исчезает, и они сливаются. Заканчивается половой процесс попарным слиянием ядер (так называемая множественная кариогамия). На образовавшейся зиготе обычно остаются участки гиф, отделивших гаметангии. Их называют подвесками, суспензорами или зигофорами. Иногда зигота как бы приподнимается на них (виды *Pilobolus*, *Piptocephalis* и др.). У некоторых мукоровых грибов (например, у *Phycomyces*) от подвесков развиваются выросты — придатки, охватывающие зиготу (см. рис. 223, Б). Есть представители, зиготы которых окружены рыхлым сплетением таких выростов, с которыми часто соединяются и ответвления вегетативных гиф, и все это вместе образует как бы зачаточное плодовое тело (у видов рода *Mortierella*).

Зигота после состояния покоя прорастает, образуя короткую гифу со спорангием на конце (так называемый зачаточный спорангий). Прорастанию зиготы обычно предшествует редукционное деление диплоидных ядер.

Наиболее разнообразны у мукоровых грибов бесполое спороношения, на основе строения которых порядок подразделяется на семейства.

Для семейства мукоровые (*Mucogaseae*), самого крупного в порядке, характерны только многоспоровые спорангии. Когда на верхушке спорангиеносца появляется вздутие — будущий спорангий, оно отделяется от спорангиеносца куполообразной перегородкой, вследствие чего спорангиеносец вдавливается в полость спорангия. Та часть спорангиеносца, которая находится внутри спорангия, называется колонкой и у разных родов и видов семейства имеет неодинаковую форму (шаровидную, грушевидную, коническую и т. д.). Существование колонки — другая важная особенность бесполого спороношения представителей этого семейства.

Зрелые спорангии не отделяются от спорангиеносца. Споры освобождаются в результате расплывания или разрушения оболочки спорангия, от которой у многих остается только кутинизированная небольшая часть в основании колонки — так называемый воротничок (рис. 221, Б, В).

Центральное место в семействе принадлежит роду мукор (*Mucor*) с одиночными простыми или ветвящимися спорангиеносцами и шаровидными спорангиями. Многочисленные виды этого рода широко распространены в почве, на навозе и других субстратах, на которых они образуют беловатый, серый или коричневатый пушок из массы спорангиеносцев, несущих на концах заметные простым глазом спорангии в виде буроватых или черных точек. Виды этого рода имеют активные ферменты.

Муковые особенно характерны для окультуренных почв, где участвуют в круговороте органических веществ, особенно азотсодержащих. Есть виды, которые энергично расщепляют пектиновые вещества (*M. hiemalis*). Многие используются, особенно в Юго-Восточной Азии, для получения алкогольных напитков (*M. racemosus*, *M. ge-nevensis* — в виде муковых дрожжей, *M. javanicus*, *M. circinelloides* и др. — в виде мицелия) или некоторых специфических продуктов восточной кухни. Некоторые виды патогенны. Например, *M. racemosus* вызывает заболевания легких у птиц, *M. paronychia* может быть причиной дерматомикозов у людей, *M. pusillus* и некоторые другие виды поражают центральную нервную систему или органы слуха человека.

Не менее широко распространены виды рода ризопус (*Rhizopus*). Для них характерны толстые воздушные гифы столоны, напоминающие усы у земляники. Они перекидываются над субстратом и в том месте, где они касаются его, развиваются буроватые ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а сверху в этом месте отходит пучок спорангиеносцев, несущих крупные черные головки-спорангии, внутри которых просвечивает большая шаровидная колонка (рис. 222, А). *Rh. stolonifer* часто образует серую или головчатую плесень на овощах, фруктах, коробочках и волокнах хлопчатника, на прорастающих семенах различных растений. Этот же вид, а также *Rh. oryzae*, *Rh. nodosus* и дру-

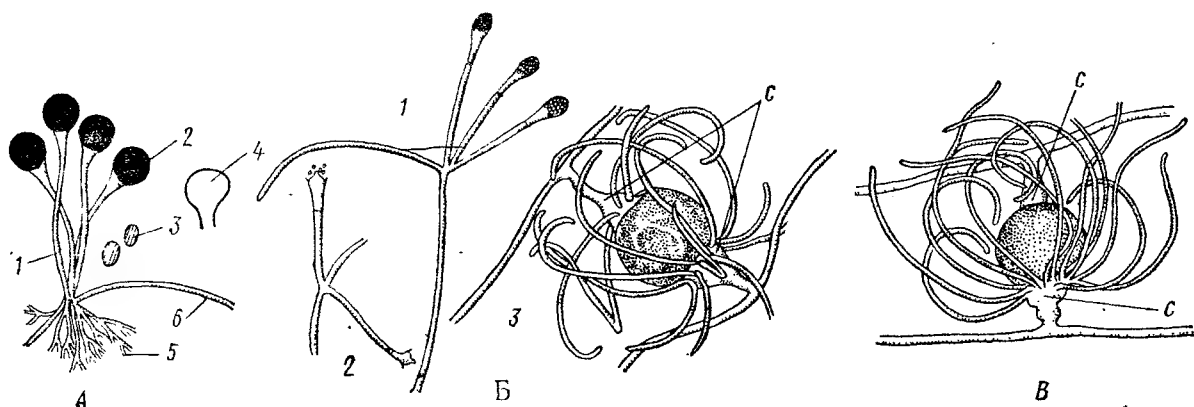


Рис. 222. А — *Rhizopus*:

1 — спорангиеносец, 2 — спорангии, 3 — споры, 4 — колонка, 5 — ризоиды, 6 — стolon;

Б — *Absidia glauca*:

1 — стolon с пучком спорангиеносцев со спорангиями, 2 — колонка и воротничок, 3 — зигота с суспензорами (с) и придатками;

В — *A. spinosa*. Зигота с суспензорами (с) и придатками

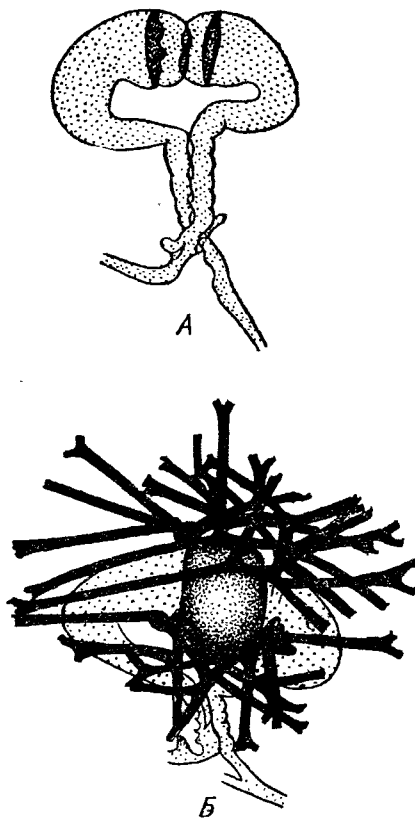


Рис. 223. *Phycomyces*.
А — начальная стадия образования зиготы; Б — зрелая зигота

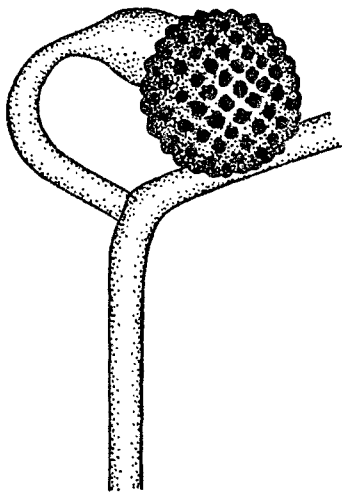


Рис. 224. *Zygorhynchus*.
Зигота

гие используют в производстве спирта, ряда органических кислот и других соединений.

Для видов рода абсидия (*Absidia*) также типичны столоны, но спорангиеносцы отходят примерно от середины дуги столона и спорангии имеют грушевидную форму. Например, у *A. glauca* гаметангии одинаковые и оба суспензора несут придатки, а у *A. spinosa* один суспензор больше и только он несет придатки (рис. 222. Б, В). Среди видов этого рода много паразитов. Так, *A. corymbifera* — возбудитель бронхомикозов у человека, иногда гриб поражает нервную систему, нередко с летальным исходом. *A. septata* вызывает легочные микозы у людей, а иногда поселяется в наружном слуховом проходе.

Виды рода фикомицес (*Phycomyces*) — наиболее мощные по развитию мицелия и спорангиеносцев среди мукоровых грибов. Их темные сине-зеленые спорангиеносцы, отличающиеся характерным металлическим блеском, достигают иногда 30 см высоты и характеризуются положительным фототропизмом, а крупные, сначала ярко-желтые, а в зрелом состоянии черные спорангии содержат до 70 тыс. спор.

Фикомицес — гетероталличный гриб. Его крупные зиготы с черной гладкой оболочкой несут вздутые суспензоры, богатые каротиноидами, и окружены мощными ветвящимися черными придатками, отходящими от суспензоров (рис. 223).

Phycomyces blakesleeana и другие виды издавна используются для всякого рода исследований (физиологических, генетических, биохимических и т. п.).

У видов рода зигоринхус (*Zygorhynchus*), обитающих в почве, бесполое спороношение сходно с таковым у видов мукор, но в культуре обычно преобладает половое спороношение (рис. 224), причем эти грибы гомоталличны и гетерогамны.

Из представителей других семейств можно назвать род пилоболус (*Pilobolus*), виды которого развиваются на навозе. Спорангиеносец, хорошо заметный простым глазом, растет вверх от вздутой клетки — трофоцисты. Верхняя часть спорангиеносца, несущая черный спорангий, похожий на пуговку, представляет собой пузырь, в основании которого имеется кольцо цито-

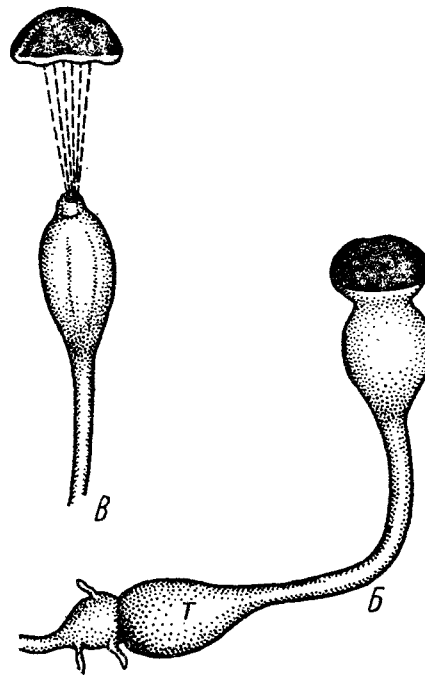
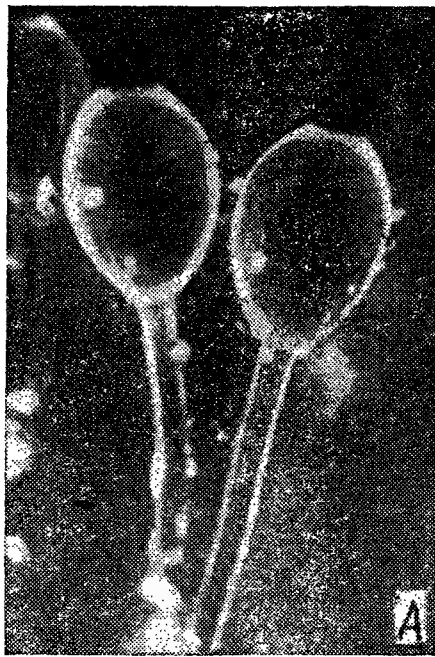


Рис. 225. *Pilobolus*. А — внешний вид; Б — зрелый спорангиеносец (Т — трофоциста); В — «выстрел»

плазмы и отложения β -каротина (рис. 225). В этом пузыре ко времени созревания спорангия развивается такой сильный тургор, что на его поверхности выдавливаются блестящие капельки жидкости. При одностороннем освещении пузыря световые лучи преломляются в нем, и на цитоплазменном кольце с обратной стороны образуют световое пятно. В этом месте накапливаются ростовые вещества и начинается интенсивный рост, приводящий к положительному фототропическому изгибу спорангиеносца. В это время набухает слизистое кольцо, расположенное непосредственно под спорангием, пузырь спорангиеносца лопається на вершине, спорангий отрывается и с силой отбрасывается на расстояние 2 м и более в сторону света. Особенно резкие фототропические изгибы наблюдаются при действии сине-фиолетовых лучей. Спорангий, падая, переворачивается таким образом, что его нижняя уплощенная часть, несущая остатки жидкости, обращена книзу. Он плотно прилипает к траве и вместе с ней попадает в пищеварительный тракт животного. Под действием пищеварительных соков кутинизированная оболочка спорангия разрушается, споры освобождаются и на навозе снова прорастают в мицелий. Необходимость попадания на траву поясняет экологический смысл фототропических изгибов спорангиеносцев у *Pilobolus*, как и у большинства других копрофильных грибов.

В качестве примера перехода от размножения при помощи спорангиоспор к размножению при помощи конидий, которое в порядке мукоровых грибов может происходить разными путями, можно привести два рода: тамнидиум (*Thamnidium*) и хетокладиум (*Chaetocla-*

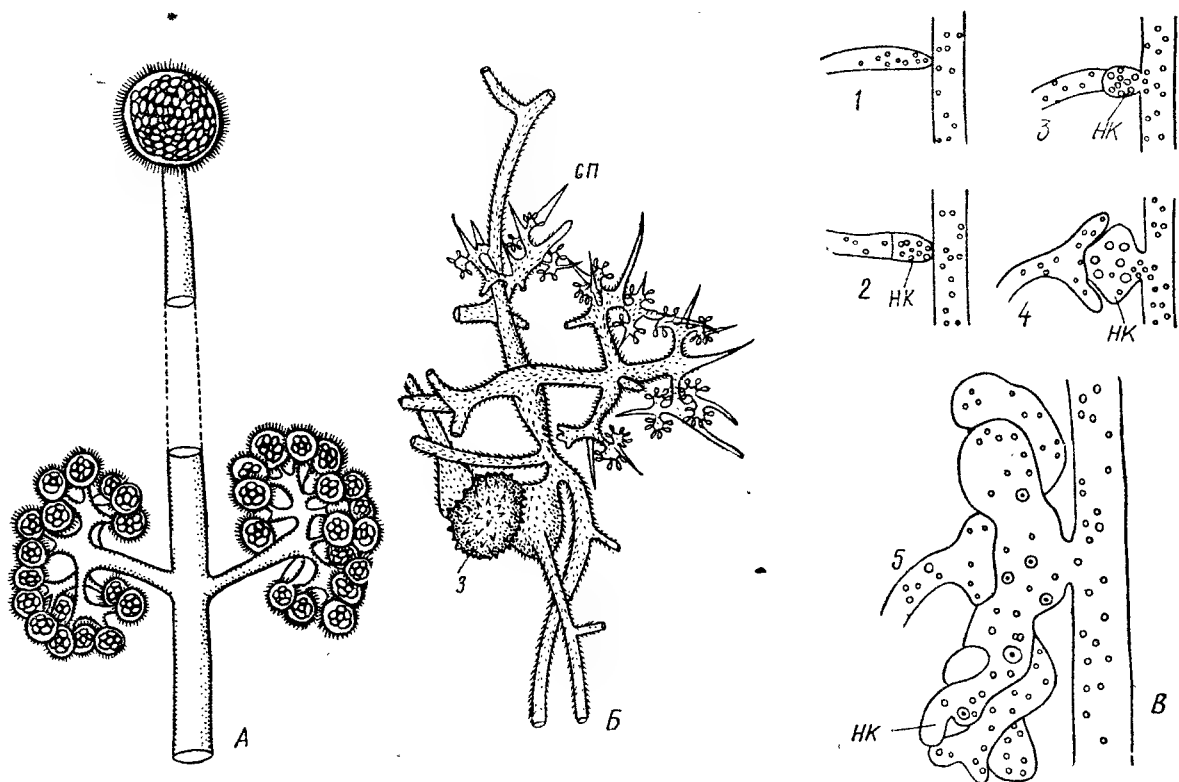


Рис. 226. А — *Thamnidium* (спorangиеносец со спорангием и спорангиолями); Б — *Chaetocladium* (спorangиеносец с зиготой — з и спорангиолями — сп); В — стадии (1—5) образования насасывающей клетки (нк)

dium). Виды первого рода часто встречаются на конском навозе. На конце очень длинного спорангиеносца они несут крупный многоспоровый спорангий с колонкой. На концах боковых ответвлений спорангиеносца сидят многочисленные мелкие, не имеющие колонки и содержащие мало спор (4—10) спорангиоли (рис. 226, А). Число спор в них может уменьшиться до единственной. Только односпоровые спорангиоли, которые можно сравнивать с конидиями, имеются у видов хетокладиум, нередко паразитирующих на других мукоровых грибах (рис. 226, Б). Интересна особенность, характеризующая паразитизм хетокладиума: уже на некотором расстоянии от ветви мицелия паразита гифа хозяина начинает расти по направлению к ней и ветвиться, особенно если мицелий хозяина принадлежит к противоположному полу. После соприкосновения кончика гифы паразита с гифой хозяина этот кончик отделяется перегородкой, а перегородка между гифой хозяина и отделившейся клеткой паразита исчезает. Содержимое гифы хозяина (цитоплазма, ядра и т. д.) переходит в разрастающуюся клетку паразита. Так формируется так называемая насасывающая клетка (рис. 226, В).

В окультуренных и лесных почвах нередко встречаются виды рода мортиерелла (*Mortierella*). При бесполом размножении у них образуются многоспоровые спорангии без колонки или с зачаточной колонкой на концах простых или чаще разветвленных спорангиеносцев

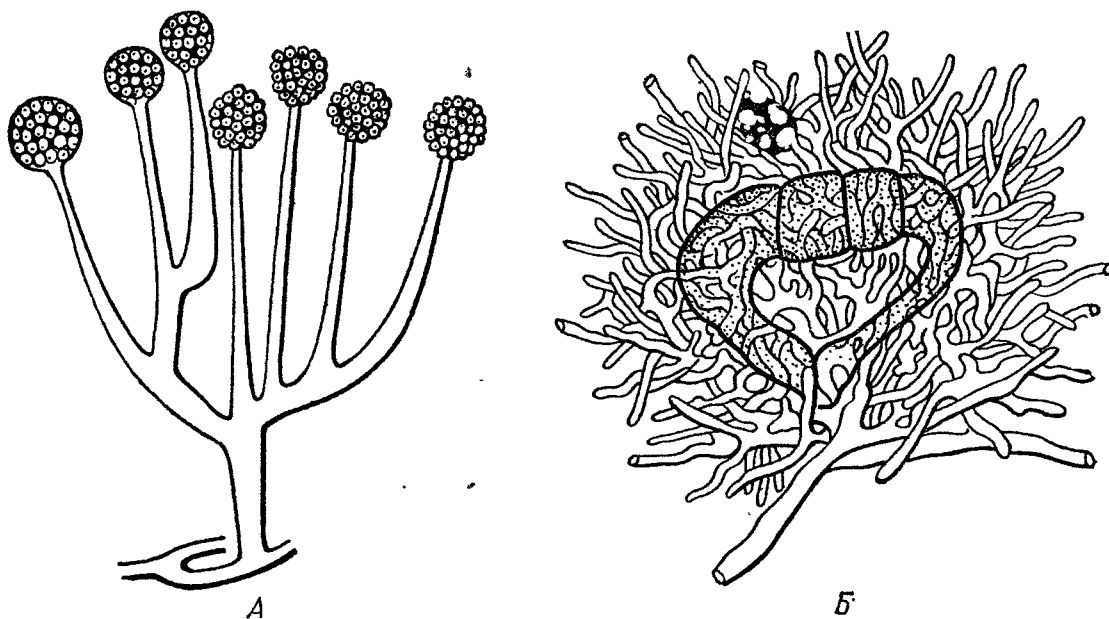


Рис. 227. *Mortierella*. А — спорангиеносец со спорангиями; Б — зигота с окружающими ее гифами (зачаточное «плодовое тело»)

(рис. 227, А). Иногда развиваются одиночные конидии с толстой оболочкой (абортивные спорангии, или стилоспоры). Но самое характерное для видов этого рода — образование зачаточного плодового тела. Их зиготы оплетены толстым слоем гиф, берущих начало от суспензоров и окружающих вегетативных гиф (рис. 227, Б). Самые внешние части этого сплетения обычно буреют и кутинизируются.

Порядок эндогоновые — Endogonales

Представители порядка обитают как сапротрофы в почве, в моховой подстилке или на растительных остатках. Их неклеточный мицелий может образовывать эндотрофную микоризу с корнями многих высших растений, например земляники, яблони, томатов, салата, пшеницы, других злаков и травянистых растений.

Для эндогоновых прежде всего характерны особые подземные плодовые тела или спорокарпы. Они развиваются в результате сплетения гиф мицелия и представляют собой округлые тельца желтоватого цвета величиной от нескольких миллиметров до 2—3 см (рис. 228, А). Внутри них находятся или несколько округлых многоспоровых спорангиев без колонок (рис. 228, Б), или зиготы (рис. 228, К), или хламидоспоры (рис. 228, В). Зиготы образуются в результате слияния двух одноядерных или многоядерных (у разных видов) клеток, отделившихся перегородками от гиф мицелия. Есть гомо- и гетероталлические виды. Наиболее распространенный вид — *Endogone lactiflua*. Если разрезать незрелый спорокарп этого гриба, то на разрезе выступает бледно-розо-

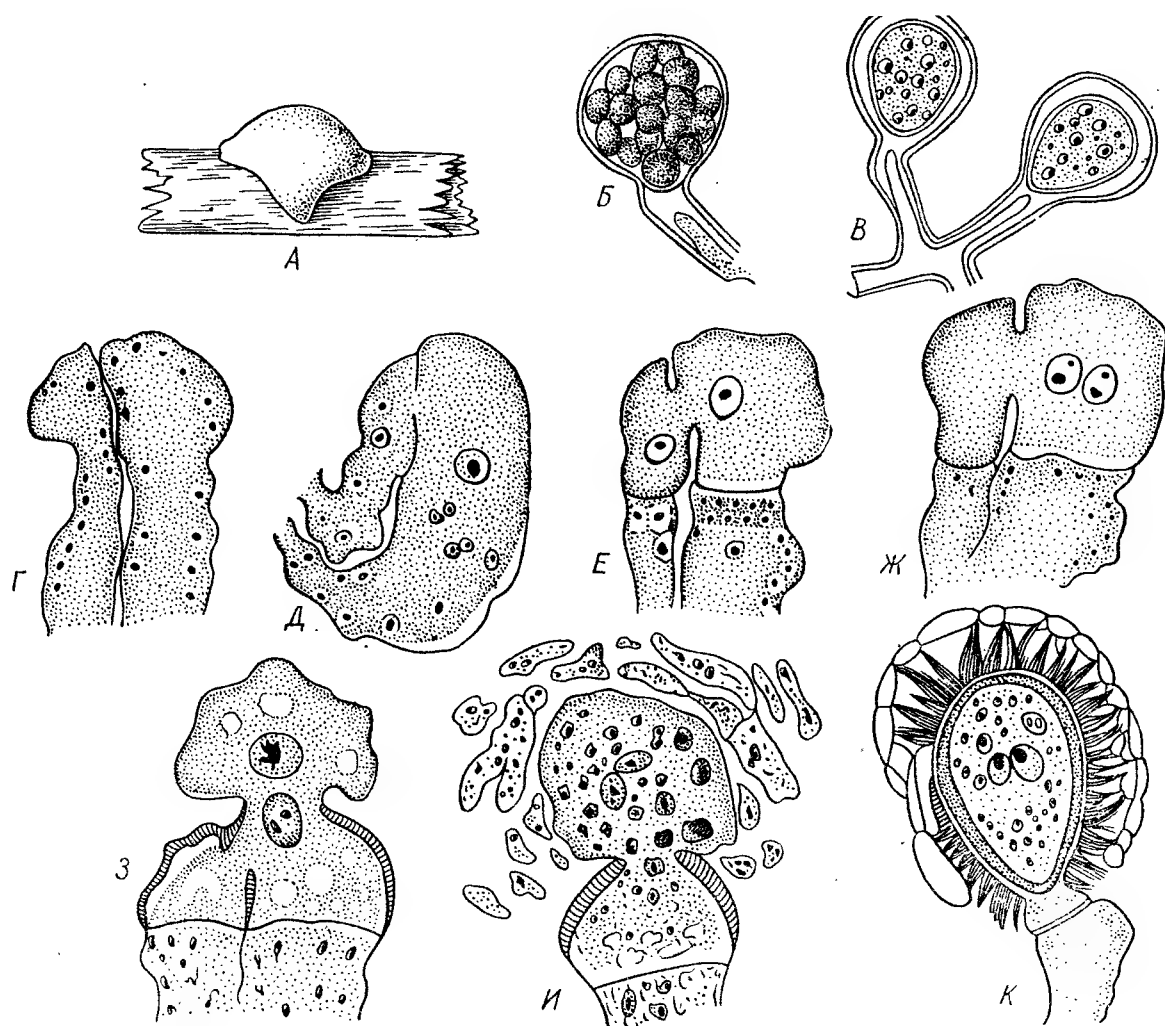


Рис. 228. *Endogone*. А — плодовое тело; Б — спорангий со спорами; В — хламидоспоры; Г—К — половой процесс и образование зиготы

вая жидкость («млечный сок»). Половой процесс у этого вида представляет собой гаметогамию. Две соседние гифы, из которых одна более тонкая, а другая толще, отделяют конечные клетки, в которых остается по одному ядру. Ядро из меньшей клетки переходит в большую, а затем оба ядра вместе с цитоплазмой переходят в вырост, образующийся из большей, предположительно женской клетки. Из выроста развивается зигота, покрываемая несколькими оболочками (рис. 228, Г—К).

Распространению спор грибов этого порядка способствуют животные, обитающие в почве.

Филогенетически эндогоновые, возможно, связаны с мортиерелловыми, у которых также есть зачаточные плодовые тела, а в спорангиях нет колонок. Существенный момент представляет и увеличение продолжительности двухъядерного состояния (в зиготе).

Порядок энтомофторовые — *Entomophthorales*

В порядке примерно 50 видов; широко распространенных по всему свету. Основную их массу составляют паразиты насекомых, некоторые виды паразитируют на водорослях, на заростках папоротников. Есть виды, обитающие на экскрементах лягушек и ящериц. Мицелий этих грибов в зрелом состоянии имеет перегородки или распадается на отдельные клетки — многоядерные или одноядерные.

Для бесполого размножения служат конидии, часто активно отбрасываемые. Половой процесс — зигогамия, причем сливающиеся клетки у большинства одноядерны (гаметогамия).

Наиболее известны виды рода энтомофтора (*Entomophthora*), а из них — возбудитель заболевания комнатных мух *E. muscae* («осенняя болезнь мух»). Осенью на оконных стеклах можно часто видеть мертвых высохших мух, плотно приклеившихся к стеклу и окруженных ореолом мучнистого беловатого налета. Из дыхательных отверстий и тонких мест хитинового покрова мух высывается масса булаво-видных конидиеносцев. Они отстреливают на расстояние 1—2 см шаровидные конидии, которые и образуют мучнистый налет вокруг мухи. Прорастая, конидии дают короткую гифу, или внедряющуюся в муху, или вздувающуюся на конце, где снова развивается конидия. Она снова отбрасывается, и так происходит несколько раз. Морфологически такие конидии можно приравнять к односпоровым спорангиолям, так как их окружает слизистая обертка, гомологичная оболочке спорангиоли. Эта обертка обеспечивает прилипание конидии к субстрату. Попадая, наконец, на муху, конидия прорастает в септированную гифу, заражающую муху. В жировом теле мухи гифа разделяется на многоядерные клетки неправильной формы (гифенные тела). Количество этих клеток увеличивается в результате их последующих делений или почкования, током крови они разносятся по всему телу, через два-три дня после заражения муха погибает, и на ней опять появляются конидиеносцы (рис. 229, А). В высохших мухах находят также покоящиеся клетки (толстостенные и многоядерные), по-видимому, хламидоспоры или азиготы. У некоторых видов, например у *E. fresenii*, поражающей пчел, и у некоторых других, описана копуляция в теле насекомого двух одноядерных клеток, образующих навстречу друг другу выросты, сливающиеся концами. Зигота развивается как боковой вырост или из места слияния, или из одной из слившихся клеток. Покоящиеся клетки (зиготы или азиготы) обеспечивают переживание в неблагоприятные периоды, т. е. возможность переносить суровые зимы или засуху. В присутствии соответствующего восприимчивого хозяина покоящаяся клетка прорастает с образованием конидий (иногда неоднократно) и заражает его.

Энтомофторовые грибы часто вызывают в природе массовую гибель многих видов насекомых (тлей, комаров, саранчи, совок и др.). При этом обнаруживается довольно узкая специализация к видам хозяев. В связи с тем что некоторые энтомофторовые удается культивировать или накапливать соответствующий инфекционный материал (непосредственно из природы либо искусственно зараженный — живые

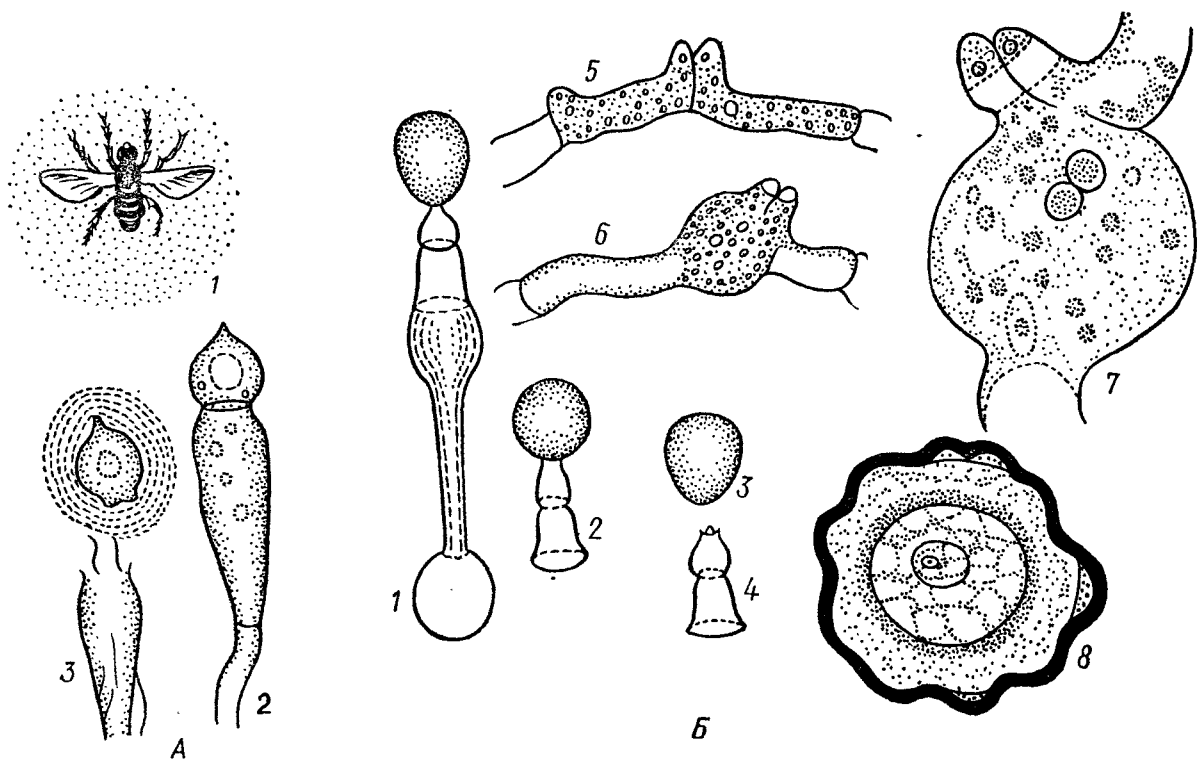


Рис. 229. А — *Entomophthora muscae*:

1 — муха с порошком конидий вокруг, 2 — конидиеносец с конидией, 3 — отстреливание конидии;

Б — *Basidiobolus ranarum*;

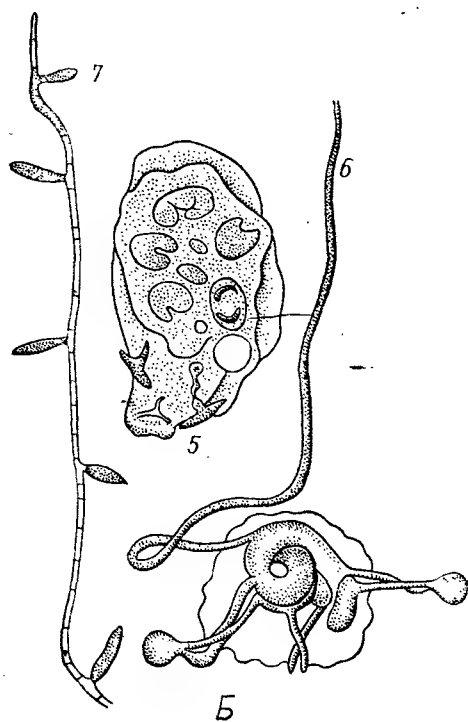
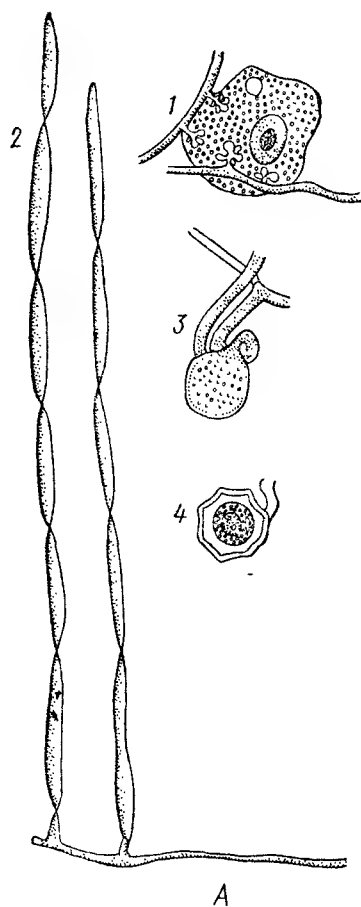
1 — конидиеносец с конидией; 2 — верхушка конидиеносца, отделившаяся с конидией, 3 — конидия, 4 — верхушка конидиеносца, 5—8 — половой процесс и образование зиготы

зараженные насекомые), создается возможность применения этих грибов как средства биологической борьбы с вредными насекомыми.

На экскрементах лягушек и ящериц обитает один из интереснейших и своеобразных представителей порядка — базидиоболус (*Basidiobolus ranarum*). В отличие от других представителей порядка его многоклеточный мицелий состоит из строго одноядерных клеток. Этот мицелий пронизывает субстрат, а на его поверхности развивается конидиальное спороношение. Внешне конидиеносцы базидиоболуса очень похожи на спорангиеносцы пиллоболуса. В верхней части они имеют вздутие, на котором формируется одна овальная крупная конидия. Эта конидия отбрасывается вместе с оторвавшейся верхней частью конидиеносца (из которой назад выпрыскивается струя содержимого) и летит по принципу ракеты, отделяясь во время полета от своего придатка (оторвавшейся части конидиеносца), как ракета от ракетоносителя (рис. 229, Б, 1—4).

На мицелии развиваются и зиготы как результат своеобразной конъюгации двух соседних клеток одной и той же гифы (рис. 229, Б, 5—8).

Конидии *Basidiobolus ranarum* попадают на траву и поедаются жуками, которых в свою очередь съедают лягушки или ящерицы. В их пищеварительном тракте конидии освобождаются, и содержимое каж-



дой конидии распадается, образуя восемь спор, которые размножаются делением или почкованием. Затем эти клетки выбрасываются с экскрементами и прорастают в мицелий с конидиеносцами, на котором происходит и зигогамия (гаметогамия).

Виды базидиоболуса, в том числе и *B. ranarum*, могут быть причиной серьезных заболеваний человека. Например, в Африке нередок гранулематоз, заболевание подкожной клетчатки, вызываемое этим грибом.

Филогенетически энтомофторовые грибы примыкают к мукоровым, но представляют собой уклонившуюся ветвь в эволюции в связи с образом жизни в качестве специализированных паразитов.

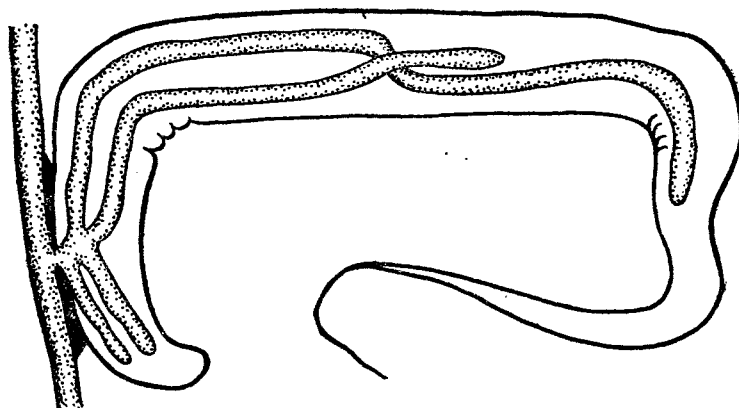


Рис. 231. *Stylopage grandis*. Нематода, зараженная грибом, у которого весь мицелий клейкий. Клейкая жидкость (закрашено черным), удерживающая нематоду, видна слева между нематодой и гифой, к которой нематода приклеилась

Рис. 230. А — *Zoopage phanera*:

1 — гриб с гаусториями в амебе, 2 — стелющиеся гифы с цепочками конидий, 3 — ранняя стадия полового процесса, 4 — зрелая зигоспора;

Б — *Endocochlus asteroides*:

5 — гриб, захвативший крупную амебу (таллом на ранней стадии закручивания), 6 — таллом гриба, образующий зигоспору, и отходящий вверх конидиеносец, 7 — продолжение конидиеносца с конидиями

Порядок зоопаговые — Zoopagales

Это облигатные хищники на амёбах, нематодах, личинках насекомых, грибах, поэтому источниками зоопаговых могут быть почва, навоз, листовая перегной.

Мицелий очень тонкий, многоядерный, сначала без перегородок, затем у большинства многоклеточный. Поверхность гиф клейкая, что способствует улавливанию животных хозяев, вслед за чем гриб проникает в тело жертвы или непосредственно мицелием, или гаусториями.

Бесполое размножение — конидиями, образующимися или сбоку на гифе, или на вершине и тогда часто в очень длинных цепочках (рис. 230, А). Конидии в отличие от конидий энтомофторовых грибов активно не отбрасываются. Половое размножение представляет собой типичную зигогамию.

На амёбах известны, например, виды зоопаге (*Zoopage*), эндокохлуса (*Endocochlus*) и др. (рис. 230). Наиболее распространенные и известные виды рода стилопаге (*Stylopaga*) — *S. grandis* (рис. 231) и *S. hadra* — питаются нематодами.

Можно предположить, что зигомицеты произошли от каких-то более примитивных грибов, утративших подвижные стадии в связи с приспособлением к наземному образу жизни. Дальнейшая эволюция под действием этих условий выразилась в замене спорангиев конидиями, что наблюдается среди мукоровых, но окончательно закрепилось у энтомофторовых грибов.

КЛАСС ТРИХОМИЦЕТЫ — TRICHOMYCETES

Трихомицеты обитают в кишечнике, желудке или на анальных пластинках водных или наземных насекомых, ракообразных, многоножек.

Вегетативное тело представлено длинными, тонкими нитями с клеточной стенкой, состоящей из полигалактозамина и галактана, у боль-

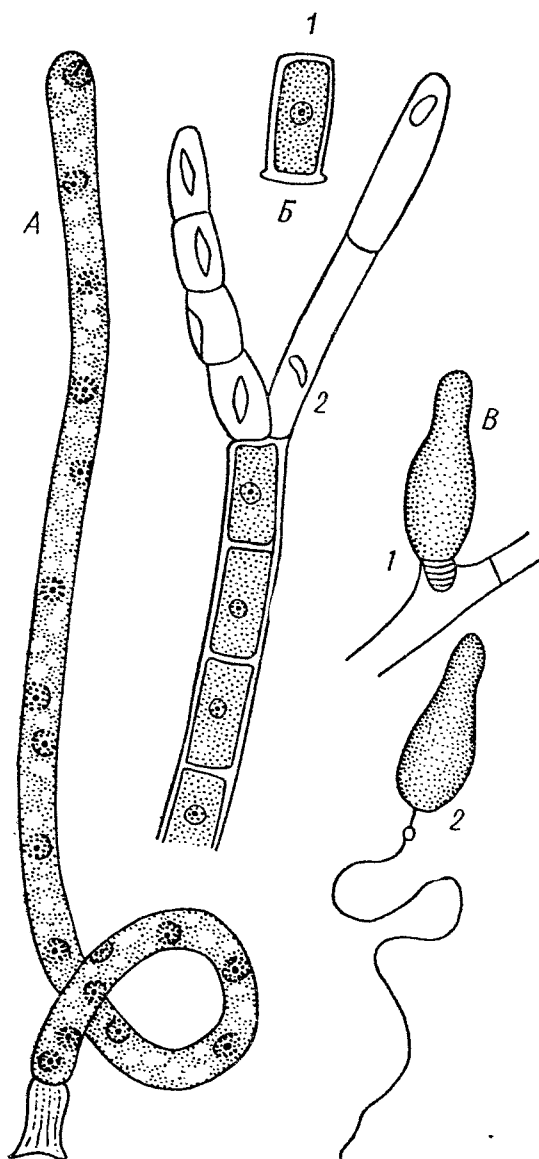


Рис. 232. А — нить трихомицета (молодой таллом с клеткой, служащей для прикрепления); Б — *Asellaria*. Спорангиоспора (1) и верхушка нити с пустыми спорангиями (2); В — *Spartiella*. Спора с придатками до (1) и после (2) отделения от спороносца

шинства неветвящимися, неклеточными или становящимися многоклеточными. У многих они прикрепляются к субстрату особой клеткой (рис. 232, А).

Бесполое размножение — спорами, развивающимися в спорангиях или прямо на нитях (рис. 232, Б). У некоторых представителей они имеют очень длинные нитевидные придатки, сначала закрученные, а при созревании и отделении распрямляющиеся и служащие, по-видимому, для захвата соответствующего животного (рис. 232, В).

Половой процесс представляет собой или слияние двух протопластов, обособившихся в нити, или слияние двух соседних клеток нити, или двух разных нитей, или в пределах нити сливаются два ядра.

Положение трихомицетов в системе грибов еще недостаточно ясно. В частности, существует предположение, что это вовсе не грибы, а скорее водоросли, утратившие хлорофилл. До сих пор не ясен и характер их взаимоотношений с животными, на которых они поселяются: то ли они паразиты, то ли комменсалисты¹.

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ,— ASCOMYCETES

Аскомицеты, или сумчатые грибы,— один из обширнейших классов грибов, включающий около 30 000 видов, разнообразных как по строению, так и по образу жизни. Сюда относятся, например, дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, многочисленные микроскопические грибы и грибы с крупными плодовыми телами, размер которых нередко достигает нескольких сантиметров, а у некоторых видов — 10—30 см (сморчки, строчки и др.). Однако все эти многообразные грибы связаны общим происхождением и имеют ряд общих черт, на основе которых их объединяют в один класс.

Основной признак аскомицетов — формирование в результате полового процесса сумок, или асков,— замкнутых одноклеточных структур, содержащих определенное число аскоспор, обычно восемь (рис. 233, Г).

Вегетативное тело аскомицетов — разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток. Перегородки (септы) образуются в мицелии аскомицетов упорядоченно, синхронно с делением ядер. Септа развивается центрипетально — от стенок гифы к центру,— и напоминает сужение ирисовой диафрагмы в объективе фотоаппарата. В центре септы остается пора (см. рис. 197), через которую передвигается цитоплазма, а также могут мигрировать органеллы клетки, даже ядра. Пory в септах играют существенную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста.

У некоторых низших аскомицетов (дрожжи) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий (см. рис. 237, Б). Дрожжеподобный рост при определенных условиях наблюдается и у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у пред-

¹ Комменсалисты — буквально сотрапезники.

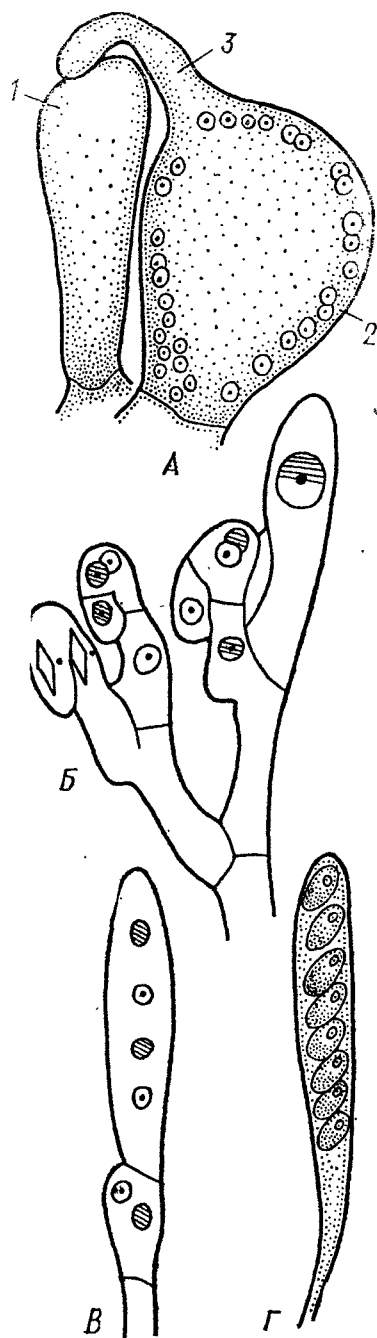


Рис. 233. Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов на примере: *Pyroneta omphalodes*. А — антеридий (1) и аскогон (2) с трихогиной (3); Б — развитие сумок из аскогенных гиф по способу крючка; В — молодая сумка после мейоза; Г — зрелая сумка с аскоспорами

ставителей порядка тафриновые — Taphrinales, грибов-дерматофитов и др.

Настоящие ткани у аскомицетов формируются редко. Исключение составляют высокоспециализированные паразиты насекомых из порядка лабульбениевые — Laboulbeniales, вегетативное тело которых — рецептакул — состоит из настоящей ткани (см. рис. 256, А).

Основные полисахариды, входящие в состав клеточных стенок аскомицетов, — хитин и глюканы (полимеры D-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами). Содержание хитина у аскомицетов ниже, чем у хитридиомицетов и зигомицетов, и составляет не более 20—25 % полисахаридов клеточной стенки (у некоторых хитридиомицетов — до 60 %). У дрожжей хитин содержится в небольших количествах (например, у *Saccharomyces* — около 1 %), а у некоторых он отсутствует (род *Schizosaccharomyces*). Большую часть полисахаридов клеточной стенки составляют глюканы (до 80—90 %). У дрожжей кроме глюканов обнаружены маннаны — полимеры маннозы.

В цикле развития многих аскомицетов большую роль играет бесполое размножение. Споры бесполого размножения — конидии — образуются на гаплоидном мицелии экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах разного строения. Конидиеносцы образуются на мицелии одиночно, соединяются в пучки (коремии) или подушечки (спородохии), развиваются плотным слоем на поверхности сплетения гиф (ложа) или внутри шаровидных или грушевидных структур с отверстием на вершине (пикниды). Типы конидиальных спороношений и способы образования конидий подробно описаны на с. 463.

Конидиальные спороношения развиваются в период вегетации грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов — паразитов они обычно образуются на живых растениях, а сумчатые спороношения (за немногими исключениями) — после отмирания растения или его частей в конце вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомицетов конидиальное спороношение неизвестно, у других оно преобладает в цикле развития. В отдельных группах

этого класса сумчатая стадия образуется редко. Иногда ее трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов, поэтому многие аскомицеты как в природе, так и в коллекциях культур чаще встречаются в конидиальной стадии.

Конидиальные стадии многих аскомицетов имеют самостоятельные видовые наименования, нередко более распространенные, чем названия сумчатых стадий. Например, многие пенициллы и аспергиллы, образующие сумчатые стадии, более известны под названиями их конидиальных стадий. Так, широко используемый в генетических исследованиях аскомицет эмерицелла лежащая — *Emericella nidulans* — обычно называют аспергиллом лежащим — *Aspergillus nidulans*. В Международном кодексе ботанической номенклатуры, который регулирует употребление названий растений, содержится специальный пункт, разрешающий использовать наряду с основным видовым названием аскомицета по его сумчатой стадии название его конидиальной стадии в тех случаях, когда речь идет именно об этой стадии гриба¹.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в гаплоидной конидиальной стадии, совершенные (половые) стадии неизвестны. Такие грибы относят к классу дейтеромицеты, или несовершенные грибы (с. 462).

Типичный для аскомицетов половой процесс — слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы. Такие клетки обычно называют гаметангиями, а тип полового процесса — гаметангиогамией. Однако «гаметангии» аскомицетов не гомологичны настоящим гаметангиям, в которых развиваются гаметы, а происходят, вероятно, от недифференцированных копулирующих ветвей мицелия соматогамных грибов.

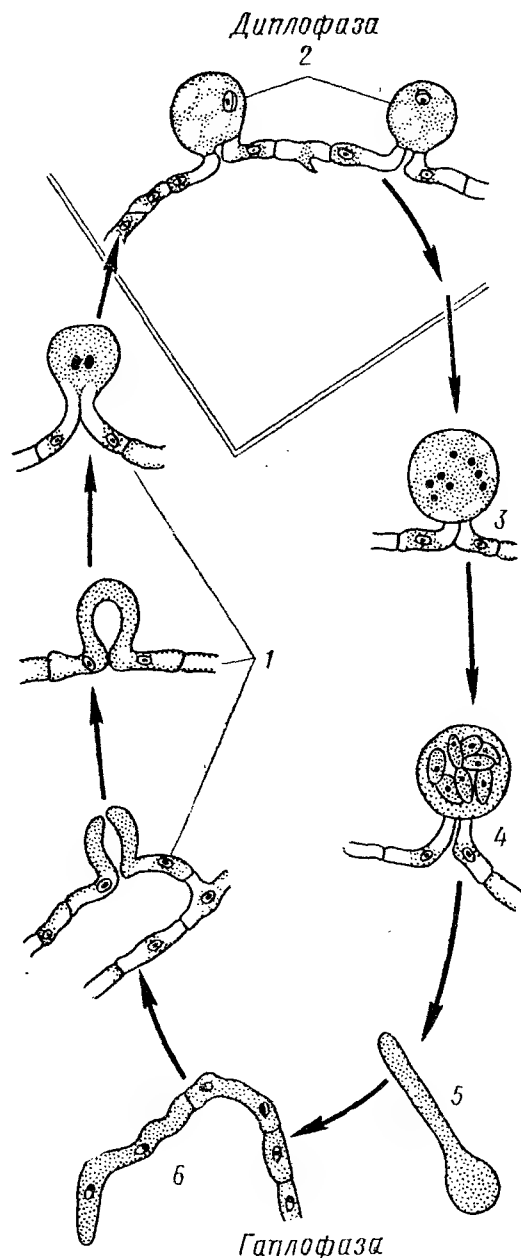


Рис. 234. Цикл развития гемиаскомицетов на примере *Eremascus fertilis*:
 1 — слияние гаметангиев, 2 — зигота, 3 — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами, 4 — зрелая сумка с аскоспорами, 5 — прорастающая аскоспора, 6 — гаплоидный мицелий

¹ Самостоятельные видовые названия для конидиальных стадий допускаются и у базидиомицетов.

У низших аскомицетов (подкласс гемиаскомицеты — *Hemiascomycetidae*) половой процесс сходен с зигогамией зигомицетов. Гаметангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы и представляют выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу наступает кариогамия, и сумка развивается непосредственно из зиготы (рис. 234). Однако в отличие от большинства зигомицетов в многоядерных гаметангиях аскомицетов сливаются только два ядра. Зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития низших аскомицетов имеются, таким образом, только гаплоидная и диплоидная фазы (см. рис. 234).

У высших аскомицетов (подклассы эуаскомицеты — *Euascomycetidae* и локулоаскомицеты — *Loculoascomycetidae*) наблюдаются дифференциация и усложнение строения гаметангиев. Женский гаметангий состоит из двух частей — аскогона и нитевидной вытянутой трихогины, мужской гаметангий — антеридий — одноклеточный. При слиянии содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя дикарион. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухъядерные клетки. На аскогенных гифах развиваются сумки (рис. 233, Б). Конечная клетка такой гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разного пола остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, еще одно — в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и крючок может сформироваться повторно. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится редукционно и митотически и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры.

Типичный способ развития сумок был впервые описан П. Клауссеном у дискомицета пиронема омфалодес — *Pyronema omphalodes* в 1907 и 1912 гг. У некоторых аскомицетов (например, в порядке эвроевые — *Eurotiales*) сумки образуются на аскогенных гифах иными способами: цепочками по ходу аскогенных гиф, из их конечных клеток или боковых выростов.

По способу формирования аскоспоры аскомицетов отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомицетов. Если при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия, то аскоспоры развиваются по способу так называемого «свободного образования клеток» — часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой. При этом аскоспоры у гемиаскомицетов и высших аскомицетов формируются по-разному: у первых наблюдается индивидуальное отделение каждой аскоспоры, у последних аскоспоры обособляются в результате инвагинации первоначально общей мембраны. В сумке аскоспоры окружены неиспользованной на их формирование цитоплазмой — эпиплазмой. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное дав-

ление в сумке резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от долей миллиметра до 10 см и более.

В результате образования аскогенных гиф увеличивается число сумок, а следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Формирование сумок по способу крючка с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или слоем, что облегчает активное освобождение аскоспор.

В цикле развития высших аскомицетов чередуются, таким образом, три фазы: длительная — гаплоидная, в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная — дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая — диплоидная (молодая сумка с диплоидным ядром).

Для многих аскомицетов характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого класса антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии, вегетативные гифы или мелкие специализированные клетки, называемые спермациями. Спермации часто образуются на другом мицелии, на значительном расстоянии от аскогона, и переносятся токами воздуха, каплями дождя, насекомыми. У некоторых аскомицетов трихогина хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа.

В том случае, когда отсутствуют оба гаметангия, дикарионтизация происходит в результате слияния клеток вегетативных гиф одного или двух совместимых мицелиев — соматогамии. Иногда дикарионы формируются без слияния клеток — в результате попарной ассоциации ядер в аскогоне или в вегетативных клетках гифы.

Среди аскомицетов встречаются как гомоталлические, так и гетероталлические виды, причем гетероталлизм здесь биполярный.

По строению оболочки и функциям сумки аскомицетов делят на две большие группы: прототуникатные и эутуникатные. Прототуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка служит только местом формирования спор, но активно не участвует в их распространении. Эутуникатные сумки характеризуются более плотными оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрывания сумки. Они активно участвуют в распространении аскоспор. Строение оболочки эутуникатных сумок может быть двух типов (рис. 235). Оболочка унитуникатных

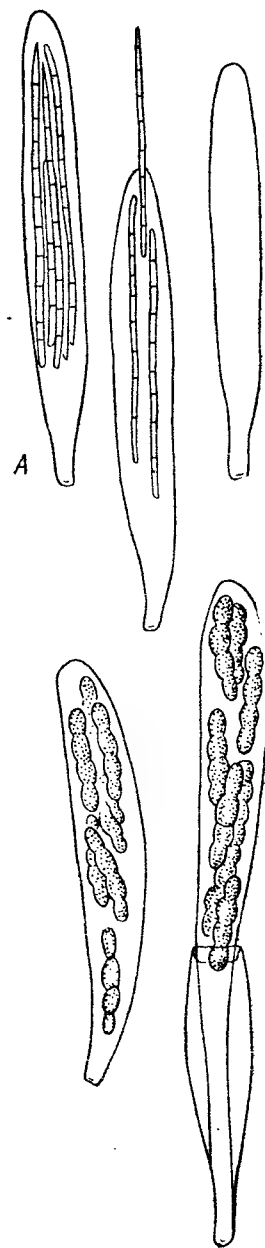


Рис. 235. Типы эутуникатных сумок. А — унитуникатные сумки; Б — битуникатные сумки

сумок относительно тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок обычно имеется апикальный аппарат различного строения, служащий для их вскрывания. Битуникатные сумки имеют ясно двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев. При созревании аскоспор наружный слой оболочки разрушается, начиная с вершины, внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются.

У гемиаскомицетов и аскомицетов с замкнутыми плодовыми телами форма сумок округлая или овальная, у аскомицетов с активным выбрасыванием аскоспор — булавовидная или цилиндрическая.

В сумке аскомицетов обычно формируется восемь аскоспор. Однако наблюдаются многочисленные отклонения от типа. Сокращение числа аскоспор происходит в результате уменьшения числа деления ядер (например, образование четырех аскоспор у эндомицеса Магнуса *Endomyces magnusii*) или в результате дегенерации части гаплоидных ядер (например, развитие двух аскоспор у сморчковой шапочки — *Verpa bohemica*). Число аскоспор увеличивается или при возрастании числа деления ядер в сумке (например, у видов из рода *Podospora* отмечается семь делений ядра и соответственно формируются 128 аскоспор), или в результате почкования аскоспор в сумке (например, у порядка тафриновые — Taphrinales).

Форма аскоспор очень разнообразна — от шаровидных или эллипсоидальных до нитевидных. Они могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже — поперечные и продольные перегородки (муральные аскоспоры). У некоторых аскомицетов аскоспоры имеют разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например слизистые придатки у копрофильных грибов. У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии, а у высших — в специальныхместилищах — плодовых телах и аскостромах.

Различают следующие типы плодовых тел: клейстотетий — полностью замкнутое плодовое тело, перитеций — полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине и апотетий — открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен слой сумок и парафиз (см. рис. 241). Клейстотетии, перитеции и апотетии — настоящие плодовые тела, развивающиеся по аскогимениальному типу. Перидий (оболочка) такого плодового тела образуется после плазмогамии. Гаплоидные вегетативные гифы оплетают аскогенные гифы и сумки, формируя плотную покровную ткань.

Настоящие плодовые тела могут развиваться как непосредственно на мицелии, так и на стромах — плотных сплетениях гиф различной формы, размера и консистенции. Однако в отличие от аскостром они всегда имеют собственный перидий, заметный хотя бы на ранних стадиях развития плодового тела.

Аскострома развивается иначе. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и появляющиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхимую строма, освобождая в ней полость (локулу). Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Строма над локулой разрушается и образуется отверстие, через которое осво-

бождаются аскоспоры. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственного перидия — их оболочкой служит плектенхима стромы. Такие аскостромы называют также псевдотециями.

На основе отсутствия или наличия плодовых тел и их типа класс *Ascomycetes* делят на три подкласса.

Подкласс гемiasкомицеты, или голосумчатые (*Hemiascomycetidae*), — плодовые тела отсутствуют, сумки образуются непосредственно на мицелии, прототуникатные.

Подкласс эуаскомицеты (*Euascomycetidae*) — сумки образуются в клейстотециях, перитециях или апотециях, прототуникатные или унитуникатные.

Подкласс локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*) — сумки образуются в аскостромах, битуникатные.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех географических областях. Они обитают как сапротрофы в почве, в лесной подстилке, на разнообразных растительных субстратах (древесина, отмершие растения и т. д.). Некоторые группы аскомицетов заняли экологические ниши, недоступные для других грибов, например кератинофильные грибы, развивающиеся на субстратах животного происхождения, содержащих кератин. Некоторые аскомицеты обитают в морях или пресноводных водоемах на погруженной в воду древесине. Сапротрофные аскомицеты активно участвуют в минерализации органических веществ в природе, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу. Ряд аскомицетов вызывает плесневение и порчу разнообразных материалов и изделий, а также пищевых продуктов.

Многочисленные аскомицеты паразитируют на высших растениях, грибах, водорослях, лишайниках, животных и человеке. Они вызывают серьезные заболевания культурных растений, болезни человека и животных.

Аскомицеты — возбудители болезней культурных растений (мучнистой росы, парши яблони и груши и многих других) приносят большой ущерб сельскому хозяйству. В то же время многие представители этого класса имеют положительное значение как продуценты биологически активных веществ — антибиотиков, витаминов, ферментов и алкалоидов, кормового белка, а также как возбудители спиртового брожения. Наконец, многие аскомицеты широко используются как объекты биохимических и генетических исследований.

ПОДКЛАСС ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ ГОЛОСУМЧАТЫЕ, — *HEMIASCOMYCETIDAE*

Этот небольшой подкласс объединяет примитивные аскомицеты, у которых нет плодовых тел и сумки развиваются непосредственно на мицелии. Подкласс включает четыре порядка. Для порядка эндомицетовые (*Endomycetales*) характерно образование на мицелии одиночных сумок, развивающихся из зиготы без участия аскогенных гиф. У относящихся к этому порядку дрожжей мицелий отсутствует и сумки

развиваются как одиночные свободные клетки. Смена ядерных фаз у эндомицетовых может быть разных типов. Сюда относятся как типичные гапобионты, так и грибы с продолжительной диплоидной стадией (например, пекарские дрожжи — *Saccharomyces cerevisiae*) и даже диплобионты (например, виды рода сахаромикодес — *Saccharomycodes*). Порядок тафриновые (Taphrinales) формально относится к подклассу гемиаскомицетов, так как его представители образуют сумки не в плодовых телах, а на мицелии, слоем под кутикулой растения-хозяина. Однако тафриновые отличаются от остальных гемиаскомицетов тем, что в их цикле развития преобладает дикариотическая фаза, отсутствующая у других представителей этого подкласса. Кроме того, сумки у тафриновых не прототуникатные, как у остальных гемиаскомицетов, а эутуникатные, как у высших аскомицетов. Поэтому многие микологи (Э. Гойман, Э. Мюллер и др.) считают эту группу вторично упрощенной, утратившей плодовые тела в результате приспособления к паразитизму.

Кроме этих двух порядков к гемиаскомицетам относят порядки протомицетовые — *Protomycetales* и аскосферовые — *Ascosphaerales*, положение которых в системе не ясно.

Порядок эндомицетовые — *Endomycetales*

У грибов из порядка эндомицетовые сумки расположены на мицелии поодиночке. У многих представителей этого порядка — дрожжей — настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием или, реже, делением, а сумки образуются как одиночные клетки.

Большинство эндомицетовых — сапротрофы, обитающие на поверхности плодов и вегетативных частей растений, в нектаре цветков, в истечениях деревьев, в почвах. Паразитов в этой группе немного, например спермофтора хлопчатниковая — *Spermophthora gossypii*, развивающаяся в коробочках хлопчатника. Большое практическое значение имеют дрожжи — возбудители спиртового брожения и продуценты кормового белка. К эндомицетовым относятся и продуценты некоторых витаминов, например, широко используемый для производства рибофлавина эремотеций Эшби — *Eremothecium ashbyi*.

Эндомицетовые представляют большой теоретический интерес как возможное связующее звено между аскомицетами и их гипотетическими предками, близкими к современным зигомицетам.

У представителей семейства диподасковые — *Dipodascaceae* образуется хорошо развитый мицелий, а на нем — цилиндрические многоспоровые сумки.

Виды этого семейства обитают в истечениях растений, на древесине, в почве и не имеют практического значения. Однако это семейство наиболее интересно в теоретическом отношении, так как обнаруживает черты сходства с зигомицетами. В этом отношении наиболее детально изучен род диподаскус — *Dipodascus*.

У диподаскуса беловатого — *D. albidus*, обитающего в истечениях различных растений, хорошо развит мицелий, состоящий из многоядерных клеток до 100 мкм длиной. На нем закладываются много-

ядерные гаметангии, различающиеся по размеру. После слияния гаметангиев образовавшаяся зигота сразу же развивается в удлиненную многоспоровую сумку (рис. 236). Аскоспоры освобождаются из сумки пассивно. Они окружены слизистой оберткой, и при ее набухании сумка растягивается и разрывается на вершине. Аскоспоры выходят из сумки и собираются на ее вершине в шарик, склеенный слизью. У другого вида — диподаскуса собранного — *D. aggregatus* мицелий состоит из одноядерных клеток, и гаметангии также одноядерны. Этот гриб обитает в личиночных ходах некоторых жуков-короедов.

Развитие спор полового размножения у диподасковых имеет большое сходство с наблюдаемым у зигомицетов. Как и у зигомицетов, здесь сливаются многоядерные гаметангии (у *D. albidus*), в процессе эволюции сменяющиеся одноядерными (у *D. aggregatus*). Однако при слиянии многоядерных гаметангиев диподасковых множественная кариогамия отсутствует, а сливаются только два ядра. У некоторых зигомицетов (род эндогоне — *Endogone*) при гаметангиогамии также сливаются только два ядра, а остальные ядра многоядерных гаметангиев дегенерируют. Сумку аскомицетов можно рассматривать как структуру, гомологичную зародышевому спорангию зигомицетов. У диподасковых их сходство увеличивается и тем, что количество спор в сумке может достигать нескольких десятков и строго не фиксировано, как у остальных аскомицетов.

Однако диподасковые существенно отличаются от зигомицетов тем, что зигота у них непосредственно развивается в сумку и не переходит в состояние покоя, а аскоспоры образуются по способу «свободного образования клеток», типичному для аскомицетов. Значительные различия существуют и в составе полисахаридов клеточных стенок у этих групп. У диподасковых, как и у других аскомицетов, в клеточных стенках имеются глюканы и хитин, но всегда отсутствует хитозан, характерный для зигомицетов.

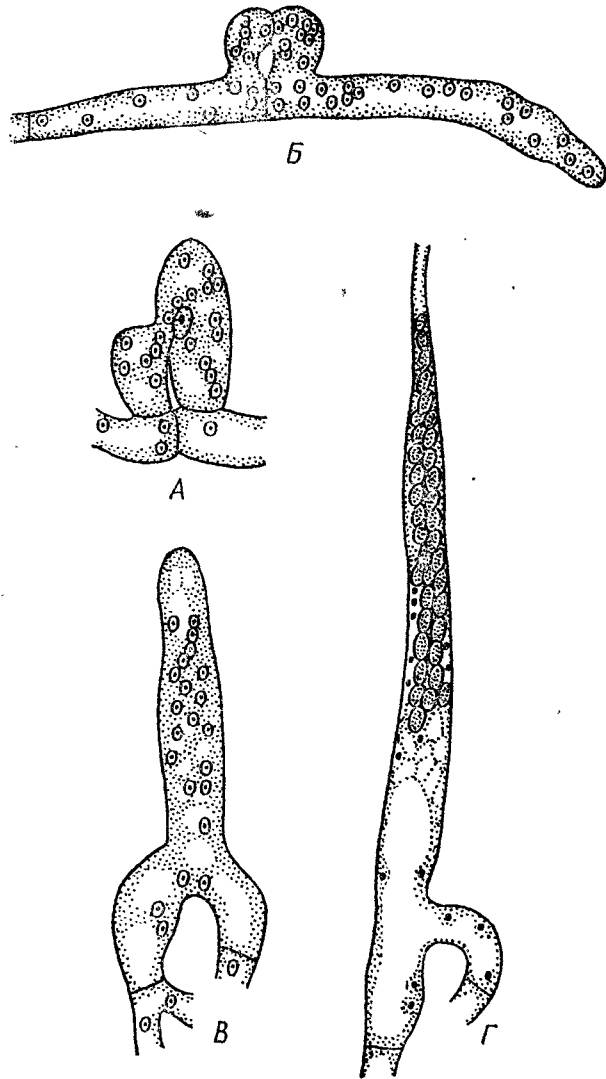


Рис. 236. *Dipodascus albidus*. А, Б — половой процесс; В — молодая сумка с гаплоидными ядрами; Г — зрелая сумка с аскоспорами

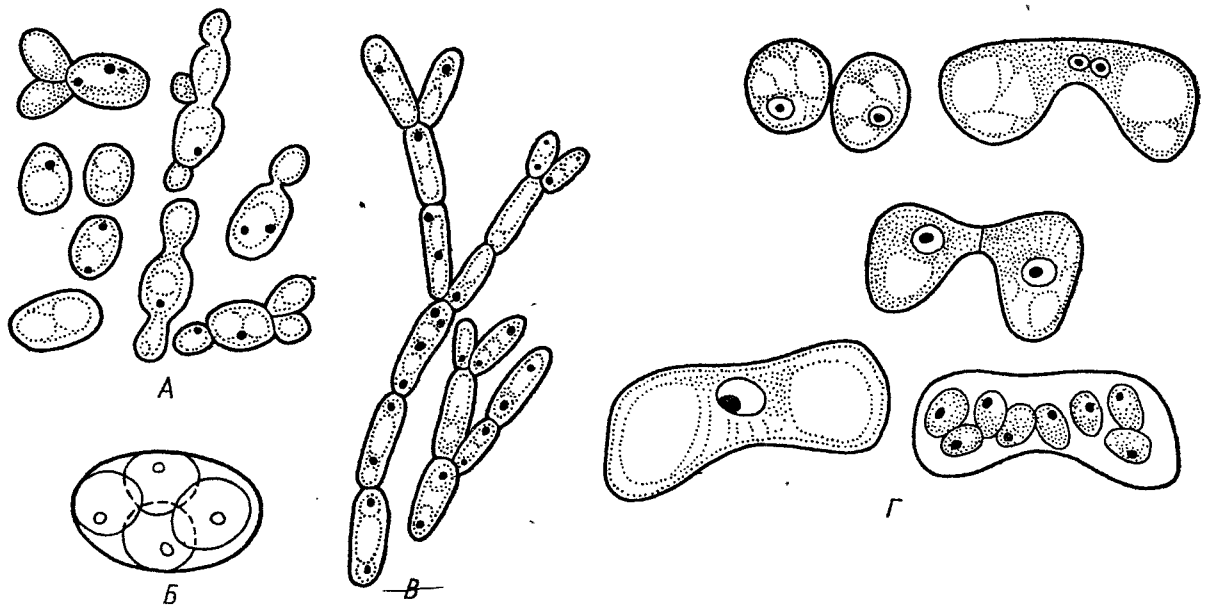


Рис. 237. Дрожжи. А — почкующиеся клетки; Б — сумка *Saccharomyces cerevisiae*; В — псевдомицелий; Г — половой процесс у *Schizosaccharomyces octosporus*

Для семейства эндомицетовые — Endomycetaceae в отличие от диподасковых характерно строго фиксированное число аскоспор в сумке (восемь или меньше восьми). К нему относятся преимущественно сапротрофы, обитающие на субстратах, богатых сахарами, однако отдельные виды паразитируют на грибах и животных. Некоторые эндомицетовые сбраживают сахара и используются в странах Азии и Африки для этой цели.

Мицелий эндомицетовых состоит из хорошо выраженных гиф (род эремаскус — *Eremascus*), частично распадается на артроспоры (род эндомицес — *Endomyces*) или почкуется (род эндомикопсис — *Endomycopsis*).

У видов рода *Eremascus*, например у эремаскуса фертильного — *E. fertilis*, гаметангиогамия сходна с таковой у диподасковых (см. рис. 234). Гаметангии представляют собой отростки клеток мицелия, содержащие по одному ядру. После их слияния зигота отделяется перегородками и превращается в восьмиспоровую сумку. У эндомицеса Магнуса — *Endomyces magnusii*, обитающего в соке деревьев, гаметангиогамия гетерогамная, т. е. гаметангии различаются по размеру и форме. У эндомикопсиса весеннего — *Endomycopsis vernalis*, часто встречающегося весной в соке березы и других деревьев, сумки образуются апомиктически, из вегетативных клеток.

Наиболее распространенная и практически важная группа из порядка эндомицетовые — дрожжи (семейство Saccharomycetaceae). Типичного мицелия у них нет, а есть лишь одиночные клетки, размножающиеся почкованием или делением (рис. 237, А). Если такие клетки не расходятся, формируется псевдомицелий (рис. 237, В). Половой процесс — копуляция двух вегетативных клеток (рис. 237, Г). Аскоспоры образуются в сумках, представляющих собой одиночные клетки.

Предполагают, что дрожжи — организмы, вторично упрощенные в связи с обитанием в жидких сахаристых средах.

Название «дрожжи» используется для группы грибов, которые на протяжении всего цикла развития или большей его части существуют в виде одиночных клеток, почкующихся или делящихся. Кроме грибов, образующих сумчатую стадию (семейство сахаромикетовые, объединяющее более половины известных родов дрожжей), к ней относят также грибы, филогенетически связанные с базидиомицетами. У таких дрожжей, например у видов из рода родоспорициум — *Rodosporidium*, зигота прорастает дикариотическим мицелием, на котором развиваются телиоспоры. Они прорастают промицелием — короткими проростками, на которых экзогенно формируются гаплоидные споры, называемые обычно споридиями. Цикл развития у этих дрожжей имеет сходство с циклом развития головневых грибов (см. с. 445). Наконец, известны дрожжи, у которых половая стадия в цикле развития отсутствует (так называемые «аспорогенные дрожжи»). Их относят к классу дейтеромицеты, или несовершенные грибы, — *Deuteromycetes*.

В отличие от двух предыдущих семейств, все представители которых типичные гапобионты, сахаромикетовые объединяют грибы с разной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз в цикле развития. У одних, например у видов из рода схизосахаромицес — *Schizosaccharomyces*, наблюдается длительная гаплоидная фаза, а диплоидизация происходит непосредственно перед образованием сумки. Пекарские дрожжи — *Saccharomyces cerevisiae* после образования аскоспор в течение некоторого времени почкуются в гаплоидной фазе, после чего следует половой процесс — копуляция соматических клеток, и почкование продолжается уже в диплоидной фазе. При наступлении благоприятных условий (при хорошей аэрации и недостатке питания) такие диплоидные клетки превращаются в сумки. Наконец, среди сахаромикетовых есть грибы, у которых гаплоидная фаза сокращена до аскоспоры, а иногда наблюдается копуляция аскоспор уже в сумке. Примером таких диплобионтов может служить сахаромикодес Людвига — *Saccharomyces ludvigii*.

Дрожжи широко распространены на разнообразных субстратах, богатых сахарами: на поверхности плодов, в нектаре цветков, в истечениях деревьев и др. Представители некоторых родов, например липомицес — *Lipomyces*, обитают в почвах.

Развиваясь на средах, содержащих сахара, дрожжи вызывают спиртовое брожение — превращение сахара в этиловый спирт и углекислый газ. Хотя этот процесс уже в древности использовался для приготовления алкогольных напитков и в хлебопечении, его причинная связь с развитием дрожжей была обнаружена лишь в 1876 г. Л. Пастером. Спиртовое брожение лежит в основе целого ряда пищевых производств — хлебопечения, виноделия, пивоварения, а также производства технического спирта из отходов целлюлозно-бумажной промышленности или мелассы.

Однако известны многие виды дрожжей (например, виды из рода *Lipomyces*), не способные сбраживать сахара, а окисляющие их.

Среди дрожжей, вызывающих спиртовое брожение, наибольшее

значение имеют представители рода *Saccharomyces*. Этот род объединяет как виды, встречающиеся в природе, так и «культурные» виды, представленные многочисленными производственными расами. Сахаромицеты способны к активному сбраживанию сахаров и накоплению большого количества спирта (10—19 % по объему).

Пекарские дрожжи — *S. cerevisiae* не выделяются из природных субстратов и существуют только в культуре. Они имеют слегка овальные клетки, размножающиеся почкованием. На поверхности клетки образуется сферический вырост, увеличивающийся в размерах и отделяющийся перетяжкой от материнской клетки. После отделения молодой клетки на ней и на материнской клетке остаются рубцы. По числу таких рубцов можно определить относительный возраст почкующейся клетки (иногда число их доходит до 30—40).

В цикле развития пекарских дрожжей наблюдается довольно длительная диплоидная фаза. Сумки развиваются из диплоидных клеток и обычно содержат четыре аскоспоры (рис. 237, Б). Вид гетероталличен.

Пекарские дрожжи представлены несколькими сотнями рас — винными, хлебопекарными, пивными и спиртовыми. Для получения спирта путем брожения используют картофель, зерно, патоку, а также сульфитные щелока — отходы деревообрабатывающей и целлюлозной промышленности. Это сырье предварительно осахаривают путем обработки солодом или кислотами, так как дрожжи не способны использовать полисахариды.

Вина получают из виноградных и плодово-ягодных соков. В зависимости от степени использования сахара при брожении различают сухие, сладкие и крепленые вина. В процессе брожения кроме главных продуктов — этилового спирта и углекислого газа в небольших количествах образуются и другие вещества, от которых зависят специфический аромат и вкус вина. Разные вина получают путем использования определенных сортов винограда, рас дрожжей и соответствующей технологии производства.

Для производства пива используют охмеленное сусло из зерна ячменя, которое сбраживают дрожжами. Пиво содержит до 6 % спирта.

Хлебопекарные расы дрожжей употребляют в хлебопечении и кондитерской промышленности. В тесте под действием дрожжей происходит спиртовое брожение и образующийся углекислый газ вызывает его подъем. В закваске ржаного теста кроме дрожжей содержатся молочнокислые бактерии, в нем идет смешанное брожение — молочнокислое, вызываемое бактериями, и спиртовое, вызываемое дрожжами. Поэтому в ржаном хлебе содержится молочная кислота, придающая ему характерный кисловатый вкус.

Биомасса дрожжей, накапливающаяся в бродильных производствах в качестве отходов, содержит большое количество белков, углеводов и жиров и представляет ценный кормовой продукт.

Некоторые виды дрожжей используют для производства кормовых белков. Кормовые дрожжи — *Candida utilis* хорошо растут на разнообразных средах, содержащих как гексозы, так и пентозы. Для их промышленного получения используют отходы различных произ-

водств — сульфитные щелока, гидролизаты древесины, мелассу и др. Биомасса кормовых дрожжей богата белками, содержащими все необходимые для животных аминокислоты. Некоторые виды рода *Candida* способны расти на углеводородах нефти, образуя биомассу, содержащую белки, жиры и другие ценные вещества.

Дрожжи легко культивируются и быстро растут, поэтому их широко используют для изучения разнообразных процессов в биохимии, генетике и других областях биологии. На этих объектах проведены многочисленные исследования по локализации в клетке и регуляции активности ферментов, механизмам действия антибиотиков на грибную клетку, цитоплазматической наследственности и многим другим вопросам.

Эремотециум Эшби — *Eremothecium ashbyi* — представитель небольшого семейства спермофторовые — Spermophthoraceae — в природе встречается как паразит на коробочках хлопчатника. Его ярко-желтый мицелий состоит из многоядерных клеток. Окраска его обусловлена присутствием большого количества рибофлавина. На мицелии образуются продолговатые многоспоровые спорангии с веретеновидными спорами. Оболочка спорангия после созревания разрывается, споры освобождаются и прорастают. На появившихся коротких проростках развиваются сумки, содержащие от четырех до 32 веретеновидных аскоспор. Этот гриб используется в микробиологической промышленности для производства рибофлавина.

Спермофторовые — группа низших аскомицетов, сочетающая примитивные признаки предков (например, образование спорангиев) с эволюционно продвинутыми признаками аскомицетов (клеточный мицелий, фиксированное число аскоспор в сумке).

Порядок тафриновые — Taphrinales

Порядок объединяет около 100 видов грибов — паразитов высших растений, вызывающих гипертрофию и деформацию пораженных органов. Сумки образуются непосредственно на мицелии плотным слоем, располагающимся под кутикулой пораженных органов растения. Плодовые тела отсутствуют. Дикариотический мицелий распространяется под эпидермисом, под кутикулой и по межклетникам в тканях растения. Мицелий однолетний или многолетний, зимующий в трещинах коры или почках растений.

К порядку тафриновые относится один род тафрина — *Taphrina*, виды которого паразитируют на представителях разных семейств растений, но особенно часто на розоцветных, а также березовых, буковых, ивовых и др. Это высокоспециализированные паразиты, поражающие лишь определенные органы одного или близкородственных растений. Развиваясь на растениях, тафриновые вызывают у них разнообразные деформации пораженных органов: курчавость листьев (рис. 238), «дутые плоды», или «кармашки» (рис. 239), «ведьмины метлы» и галлы. Возникновение таких деформаций связано с тем, что тафриновые способны синтезировать фитогормоны, стимулирующие рост, — β-индолилуксусную кислоту и вещества типа цитокининов, а также стимулиро-

вать их синтез самим растением. под действием фитогормонов клетки растений гипертрофируются, увеличивается скорость их деления при одновременном нарушении процессов дифференциации, что приводит к изменению размеров пораженных органов и их деформации.

Цикл развития тафриновых можно рассмотреть на примере тафрины деформирующей (*T. deformans*) — возбудителя курчавости листьев

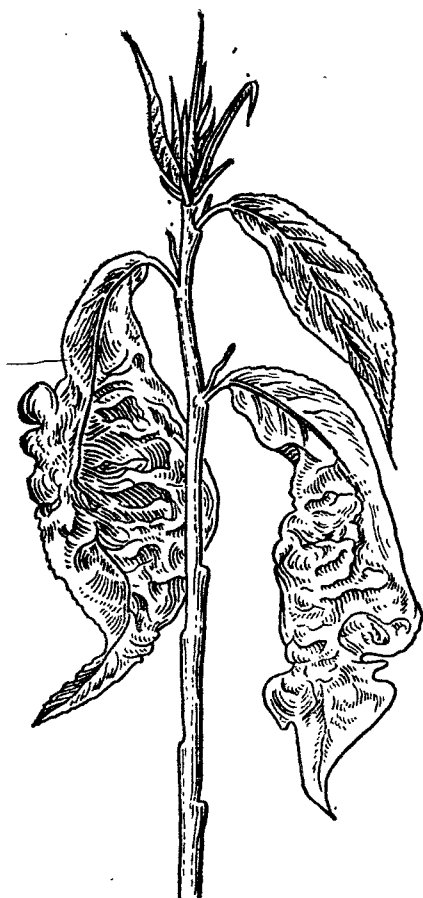


Рис. 238. Курчавость листьев персика, вызываемая *Taphrina deformans*

персика (рис. 238). Аскоспоры этого гриба зимуют в трещинах коры и в почках, где могут почковаться в гаплоидной фазе. Весной из них развивается дикариотический мицелий, заражающий листья. Дикарионтизация у этого вида происходит в результате деления ядра в почкующихся клетках. Пораженные листья увеличиваются в размерах, их листовые пластинки утолщаются, хотя жилки недоразвиваются и остаются укороченными. Такие листья имеют волнистую «курчавую» поверхность и желтую, розоватую, а позднее бурую окраску. Дикариотический ми-

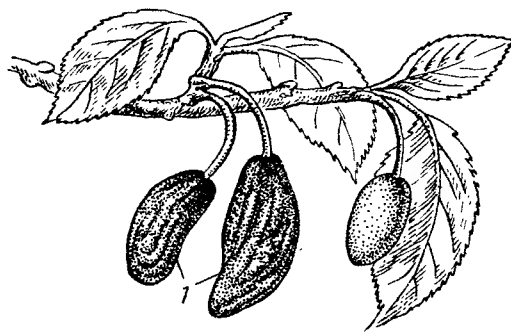


Рис. 239. Ветка сливы с плодами, пораженными *Taphrina pruni* (1)

целий гриба распространяется по межклетникам в ткани листа, а на его гифах, расположенных под кутикулой на нижней поверхности листьев, развиваются сумки. В двухъядерных клетках гиф, расположенных между эпидермисом и кутикулой листа, происходит кариогамия. В верхней части аскогенной клетки образуется вырост, аскогенная клетка делится на две. Ядро в нижней клетке-ножке дегенерирует, а верхняя клетка развивается в сумку. В ней осуществляются мейоз и митотическое деление ядер и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры. Аскоспоры способны почковаться, поэтому сумки нередко бывают вторично многоспоровыми (рис. 240). Сумки образуют под кутикулой плотный слой. Созревая, они прорывают кутикулу листа и оказываются на его поверхности. Аскоспоры у тафрины активно выбрасываются из сумки.

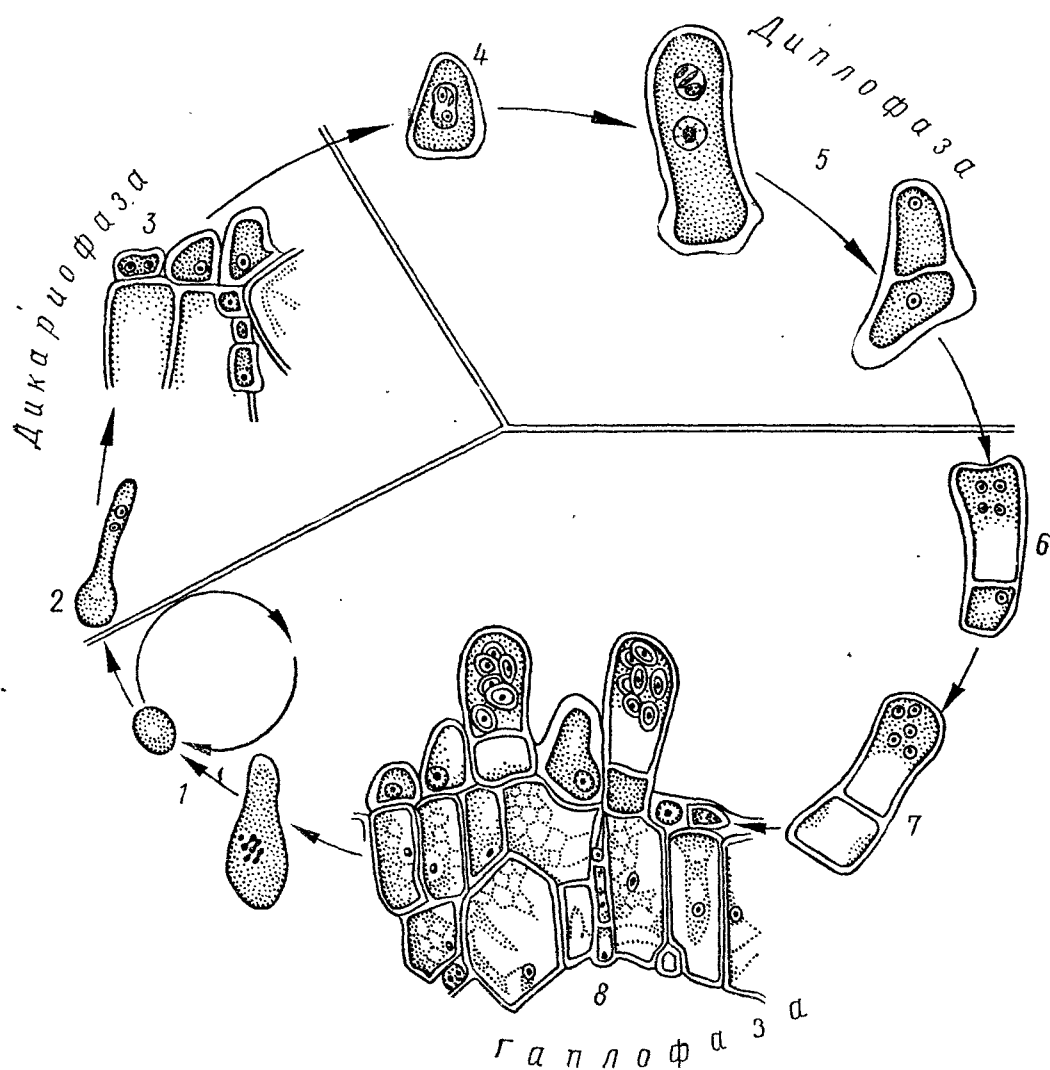


Рис. 240. Цикл развития *Taphrina*:

1 — почкование аскоспор, 2 — дикарионтизация, 3 — дикариотический мицелий в растении, 4 — слияние ядер дикариона, 5 — деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки, 6, 7 — развитие сумки, 8 — слой сумок на поверхности пораженного органа растения

У некоторых тафриновых дикарионтизация происходит в результате копуляции аскоспор. У многих из них обнаружен гетероталлизм.

Другой широко распространенный вид тафриновых — тафрина сливовая — *T. pruni* поражает сливу, вишню, алычу, терн и черемуху, у которых она вызывает образование так называемых «дутых плодов», или «кармашков». У пораженных плодов разрастается перикарп (рис. 239), косточка не развивается, вместо нее остается полость. У черемухи этот вид вызывает не только образование дутых плодов, но и махровость цветков, утолщение тычинок и чашелистиков. Мицелий у тафрины сливовой многолетний, он зимует в тканях побегов, а также в почках.

T. cerasi вызывает у вишни появление «ведьминых метел» — густых

скоплений укороченных, сильно разветвленных побегов с мелкими, быстро опадающими листьями.

Положение тафриновых в системе неясно. Хотя формально они должны относиться к гемиаскомицетам, так как не имеют плодовых тел, многие признаки сближают эту группу с эуаскомицетами. В их цикле развития наблюдается длительная дикариотическая фаза, а их сумки имеют эутуникатное строение и аскоспоры из них выбрасываются активно. Предполагают, что тафриновые филогенетически связаны с дискомицетами, а отсутствие у них плодовых тел — результат морфологического упрощения в процессе приспособления к паразитизму.

ПОДКЛАСС ЭУАСКОМИЦЕТЫ — EUASCOMYCETIDAE

У эуаскомицетов сумки образуются в настоящих плодовых телах, развивающихся по аскогимениальному типу (см. с. 338). Лишь у немногих примитивных представителей этого подкласса сумки формируются группами или пучками на мицелии и не окружены перидием или перидий плодового тела представляет рыхлое сплетение гиф, сквозь которое просвечивают сумки.

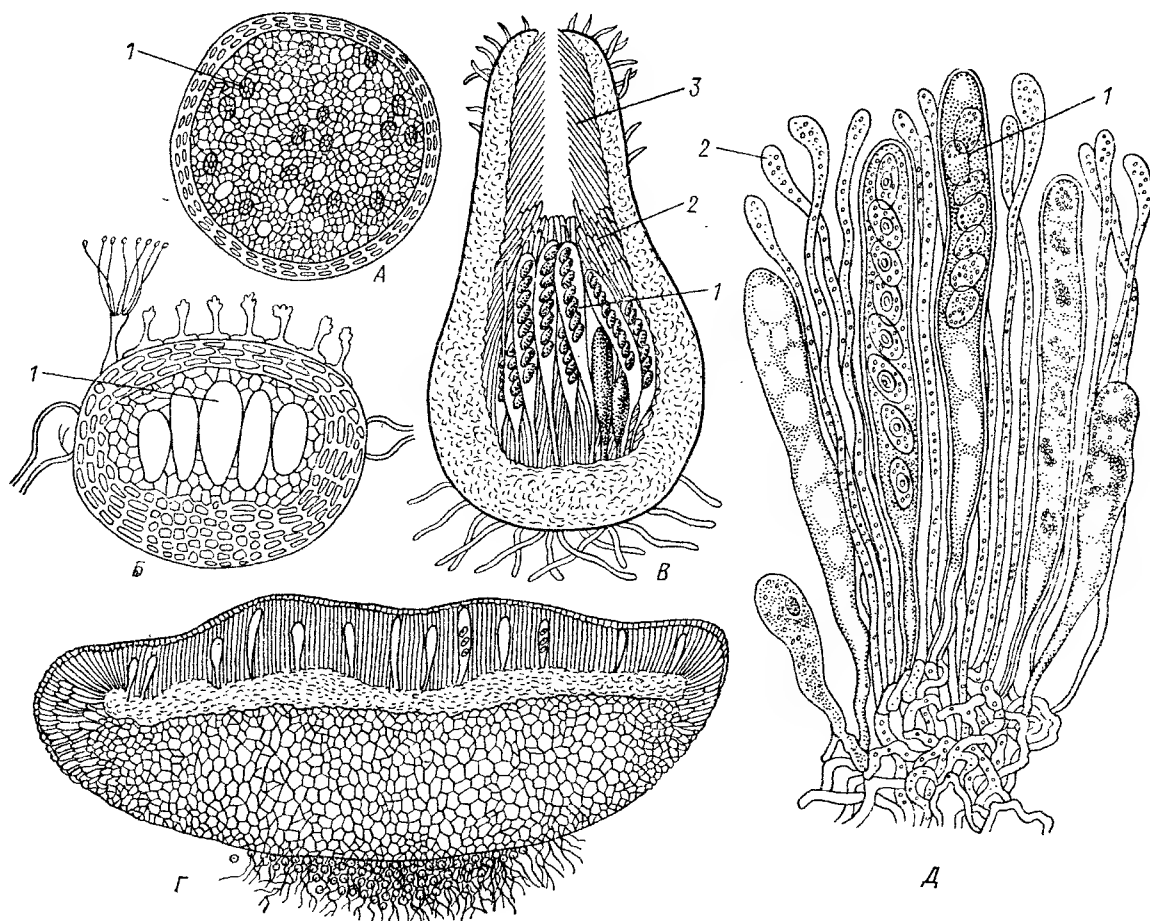


Рис. 241. Типы плодовых тел аскомицетов. А, Б — клейстотеции; В — перитеций; Г, Д — апотеций:

1 — сумки, 2 — парафизы, 3 — перифизы

Различают три типа настоящих плодовых тел: клейстотетий, перитеций и апотетий.

Клейстотетий — округлое, полностью замкнутое плодовое тело, содержащее только сумки. Стерильные элементы — парафизы — в них всегда отсутствуют. Сумки в клейстотетиях располагаются неупорядоченно во внутренней плектенхиме (например, у представителей порядка эвроциевые — *Eurotiales*, рис. 241, А) или образуют в них правильный пучок или слой (у представителей порядка мучнисторосяные — *Erysiphales*, рис. 241, Б). Созревшие аскоспоры освобождаются из клейстотетия после разрушения перидия или его разрыва под давлением набухающих сумок. У грибов с прототуникатными сумками аскоспоры из клейстотетиев всегда освобождаются пассивно, а для мучнисторосяных, образующих в клейстотетиях унитуникатные сумки, характерно активное выбрасывание аскоспор.

Перитеции — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине. Со дна перитеция, а иногда и от его боковых стенок пучком или слоем поднимаются сумки обычно цилиндрической или булавовидной формы. Между сумками развиваются стерильные нитевидные элементы — парафизы. Настоящие парафизы вырастают в полость перитеция между сумками от его основания. Они свободны на концах, простые или ветвящиеся. У представителей порядка гипокрейные — *Hypocreales* образуются парафизы другого типа — **а п и к а л ь н ы е**. Это стерильные гифы, вырастающие в полость перитеция сверху (с «потолка») и соединяющиеся с его основанием. В этом случае сумки развиваются между апикальными парафизами. Кроме парафиз в перитеции имеются обычно перифизы — нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитеция и направленные к выходу из него (рис. 241, В). Сумки, парафизы и внутренние ткани перитеция называют его центром. В современной систематике эуаскомицетов развитие центра перитеция — важный признак, используемый для разграничения порядков.

Аскоспоры из перитециев обычно выбрасываются активно. Упорядоченное расположение сумок в перитеции позволяет им поочередно, удлиняясь за счет роста или растяжения оболочки, достигать отверстия перитеция и выбрасывать аскоспоры. Аскоспоры выбрасываются из сумки или одновременно, или поочередно, как это наблюдается, например, у видов из рода кордицепс — *Cordyceps*. У диапортовых — *Diaporthales*, перитеции которых часто имеют очень длинные носики, сумки образуются на короткой, быстро лизирующейся ножке, и в зрелости свободно лежат в полости перитеция. При набухании сумок в перитеции создается давление, в результате которого они поочередно выталкиваются к отверстию перитеция и выбрасывают аскоспоры. Лишь у немногих грибов в перитециях развиваются прототуникатные сумки. Их оболочки быстро лизируются, и зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании споровая масса выдавливается через отверстие перитеция и образует на его вершине слизистую каплю или нить.

Апотетии — широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные или чашевидные. На их верхней стороне распо-

лагается слой сумок и парафиз, называемый гимением. Под гимением находится тонкий слой переплетающихся гиф — гипотеций, или субгимений. Мясистая стерильная часть апотеция — эксципул — обычно состоит из двух частей: оболочки апотеция, или внешнего эксципула, и его мякоти — внутреннего, или медуллярного, эксципула (рис. 241, Г). Иногда мякоть в апотеции может отсутствовать. У некоторых групп эуаскомицетов строение апотециев отличается от типичного. Они могут иметь булавовидную форму или расчленяться на шляпку и ножку, как, например, у сморчков и строчков. У представителей порядка трюфелевые — *Tubercales* апотеции вторично замкнутые в связи с обитанием под землей.

Аскоспоры из апотеция выбрасываются активно. Расположение сумок в виде широко открытого гимения дает возможность одновременного освобождения аскоспор из многих сумок в виде «взрыва» или «залпа». Прикосновение к крупным апотециям пецицевых вызывает появление над ними легкого облачка выброшенных аскоспор и даже звук характерного щелчка. Лишь у немногих аскомицетов, образующих апотеции, аскоспоры освобождаются из сумок последовательно (например, у видов из рода геоглоссум — *Geoglossum*). Аскоспоры выбрасываются из апотециев на расстояние 0,5—20 см, а у некоторых видов — до 60 см.

Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела аскомицетов, обеспечивающий максимальную продукцию аскоспор и их активное выбрасывание на большое расстояние.

У многих эуаскомицетов плодовые тела образуются не на мицелии, а на стромах различного размера, окраски и консистенции, состоящих из сплетения гиф. Однако и в этом случае каждое плодовое тело имеет собственный перидий, хорошо различимый хотя бы на ранних стадиях развития.

Система эуаскомицетов основана на строении плодовых тел, типе развития центра перитеция (у пиреномицетов), строении сумок, наличии и характере стромы. В современной системе эуаскомицеты для удобства часто подразделяют на группы порядков соответственно типу плодовых тел и строению сумок, обычно не присваивая этим группам ранга таксонов.

К подклассу эуаскомицеты относят сейчас около двадцати порядков. Ниже приводятся наиболее важные из них.

Группа порядков плектомицеты. К этой группе относят эуаскомицеты с клейстотециями, реже с перитециями, в которых беспорядочно располагаются прототуникатные сумки. Аскоспоры у этой группы всегда освобождаются пассивно. Основные порядки этой группы следующие:

Порядок эвроциевые — Eurotiales. Клейстотеции мелкие, развивающиеся на мицелии.

Порядок микроасковые — Microascales. Перитеции содержат беспорядочно расположенные сумки с быстро лизирующимися оболочками.

Группа порядков пиреномицеты. Эта группа объединяет эуаскомицеты с перитециями, реже — с клейстотециями, в которых пучком

или слоем располагаются унитарные сумки. Аскоспоры освобождаются активно. Основные порядки этой группы следующие.

Порядок мучнисторосяные, или эризифовые, — *Erysiphales*. Клейстотеции образуются на мицелии.

Порядок сферейные — *Sphaeriales*. Перитеции темноокрашенные или черные, обычно кожистой, твердой или углистой консистенции, расположенные на мицелии или в стромах.

Порядок диапортовые — *Diaporthales*. Перитеции, как у предыдущего порядка. Отличается от него сумками с быстро растворяющейся ножкой, в зрелости свободно расположенными в слизи в полости перитеция, а также характером развития центра перитеция.

Порядок гипокрейные — *Hypocreales*. Перитеции ярко- или светлоокрашенные, мясистой или мягкой консистенции, образующиеся на мицелии или стромах такого же характера, как и перитеции. В перитециях имеются апикальные парафизы, а настоящие парафизы отсутствуют.

Порядок спорыньевые, или клавцепсовы, — *Clavicipitales*. Перитеций и строма также светло- или яркоокрашенные. Сумки с утолщенной на вершине оболочкой и апикальной порой. Аскоспоры нитевидные, многоклеточные, в зрелости часто распадающиеся на отдельные клетки. От предыдущего порядка отличается также по характеру развития центра перитеция, в частности отсутствием апикальных парафиз.

Группа порядков дискомицеты. Плодовые тела у всех представителей этой группы — апотеции. Аскоспоры освобождаются активно. Исключение составляют трюфелевые — *Tuberales* — подземные грибы, у которых аскоспоры освобождаются после разрушения перидия плодового тела. Группа включает следующие основные порядки.

Порядок гелоциевые — *Helotiales*. Сумки иноперкулятные, открывающиеся на вершине трещиной или разрывом (см. рис. 257, А). Апотеции большей частью типичного строения.

Порядок фацидиевые — *Phacidiales*. Апотеции образуются в стромах и долго прикрыты сплетением мицелия, раскрываются вследствие его разрыва лопастями или щелью.

Порядок пецицевые — *Pezizales*. Сумки оперкулятные, вскрываются на вершине крышечкой (см. рис. 257, Б). Апотеции типичного строения, а также расчлененные на шляпку и ножку.

Порядок трюфелевые — *Tuberales*. Плодовые тела крупные, клубневидные, подземные, по онтогенезу представляют собой апотеции.

Особое положение среди аскомицетов занимает большой порядок лабульбениевые — *Laboulbeniales*. Это группа высокоспециализированных облигатных паразитов насекомых, отличающаяся по морфологии от остальных эуаскомицетов. Лабульбениевые не образуют мицелия, их вегетативное тело представляет рецептакул тканевого строения. На нем развиваются микроскопические перитеции с протунитарными сумками, расположенными пучком. Формально этот порядок может быть включен в группу, пиреномицетов. Некоторые микологи выделяют его в самостоятельный подкласс класса аскомицеты.

ПЛЕКТОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — клейстотеции, реже перитеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное.

Порядок эвроциевые — Eurotiales

К этому порядку относятся эуаскомицеты, образующие клейстотеции с беспорядочно расположенными сумками непосредственно на мицелии. Лишь у немногих его представителей клейстотеции развиваются в стромах, напоминающих склероции. У большинства эвроциевых клейстотеции мелкие, не превышающие 1—2 мм в диаметре. Исключение составляют только оленьи трюфели (род элафомицес — *Elaphomyces*), подземные клейстотеции которых достигают нескольких сантиметров в диаметре.

Перидий клейстотециев имеет разнообразное строение: от рыхлого паутинистого сплетения гиф, мало отличающихся от вегетативных, до плотного псевдопаренхиматического. Сумки у эвроциевых прототуникатные, с быстро разрушающейся оболочкой, шаровидные или эллипсоидальные, с двумя — восемью аскоспорами. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные. Они освобождаются пассивно, после разрушения оболочки сумки и перидия клейстотеция.

В распространении большинства эвроциевых существенную роль играет бесполое размножение конидиями. Лишь немногие представители порядка имеют в цикле развития только сумчатую стадию.

К порядку эвроциевые относятся несколько сотен видов.

Большинство из них сапротрофы. Они обитают в почвах различных климатических областей, а также на разнообразных субстратах растительного, реже животного происхождения, на которых они образуют плесени. Некоторые эвроциевые термофилы, развивающиеся на разнообразных саморазогревающихся субстратах (например, в компосте, влажном сене и др.) при температуре 30—60°C. Отдельные виды вызывают заболевания теплокровных животных и растений. Некоторые представители этой группы, поселяясь на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях, вызывают их плесневение и порчу. В благоприятных для развития условиях, особенно в тропиках, они за короткий срок могут вызывать разрушение тканей, кожи, различных синтетических материалов (например, электроизоляции), ускорять процессы коррозии металлов, повреждать приборы, оптику и многие другие изделия. Среди эвроциевых есть кератинофильные грибы, образующие кератинолитические ферменты и развивающиеся на субстратах, содержащих нерастворимый фибриллярный белок кератин, — перьях, рогах, копытах.

Известны эвроциевые, патогенные для человека и животных и нередко вызывающие тяжелые заболевания — дерматомикозы и глубокие микозы. Среди болезней особенно опасен гистоплазмоз, возбудителем которого является *Emmonsia capsulata*.

Многие эвроциевые и родственные им несовершенные грибы из родов аспергилл — *Aspergillus*, пеницилл — *Penicillium*, акремониум — *Acremonium* и других образуют антибиотики, ферменты, органические кислоты и используются для их промышленного получения. Так, одним из основных продуцентов широко используемого в медицинской практике антибиотика цефалоспорины С является представитель порядка эвроциевые эмерицеллопсис почвенный — *Emericellöpsis terricola*.

На основе этого антибиотика в последние годы были получены полусинтетические производные, которые не только превосходят исходный препарат по активности, но и действуют на те группы организмов, которые устойчивы к действию пенициллина, — грамотрицательные бактерии и устойчивые к пенициллину стафилококки. Полусинтетические цефалоспорины — цефалотин и цефалоридин — выпускаются промышленностью и используются в медицинской практике.

Одну из наиболее важных групп эвроциевых составляют грибы, конидиальные стадии которых относятся к родам *Penicillium* и *Aspergillus*. Эти два рода объединяют многочисленные виды грибов, повсеместно распространенных в почвах от Арктики до тропиков, а также на субстратах растительного происхождения. У многих из них известны только конидиальные стадии, такие виды относят к несовершенным грибам. Это грибы, обычно обитающие в почве, где они активно разрушают органические остатки. Многие из них вызывают плесневение пищевых продуктов (черная и зеленая плесени), повреждение изделий из пластмасс, металлов и других материалов. Некоторые аспергиллы, например *A. fumigatus*, служат причиной заболеваний человека и животных — так называемых аспергиллезов. Другой вид этого рода — *A. flavus*, часто развивающийся на плодах арахиса и различных кормах, образует афлатоксин — токсин, вызывающий тяжелые поражения печени. Афлатоксин подавляет синтез ДНК и митоз, стимулирует развитие гигантских клеток и обладает канцерогенными свойствами. Некоторые виды пенициллов поражают плоды (яблоки, цитрусовые) в период хранения. Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности — в производстве органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фузагиллина). Из последних особое значение имеет пенициллин, образуемый грибом *Penicillium chrysogenum*. Это один из основных антибиотиков, применяемых сейчас в медицине.

У ряда видов пенициллов и аспергиллов, по традиции также относимых к несовершенным грибам, известны сумчатые стадии, относящиеся к разным родам эуроциевых. Поскольку, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, основным наименованием плеоморфных грибов является наименование их совершенной стадии, эти виды должны рассматриваться среди аскомицетов.

Для рода аспергилл характерны простые конидиеносцы, вздутые на вершине в виде пузыря различной формы. На нем располагаются фиалиды, образующие цепочки одноклеточных конидий (рис. 242). У некоторых аспергиллов фиалиды находятся не на самом пузыре, а на специальных клетках — профиалидах.

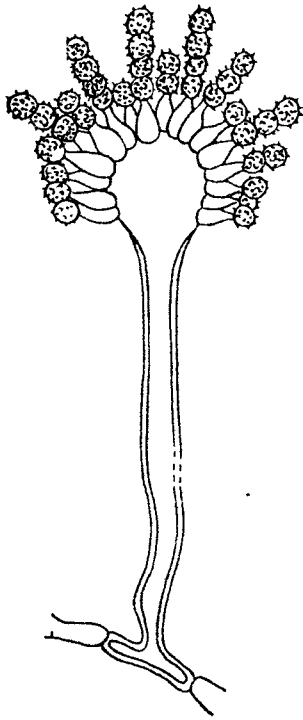


Рис. 242. *Aspergillus*.
Строение конидиеносца

Представители рода эвроциум — *Eurotium* часто встречаются в природе на разлагающихся растительных субстратах.

В зависимости от условий среды (температуры, влажности) и соответственно преимущественного развития конидиальной или сумчатой стадии они образуют зеленые, желтоватые или красно-желтые плесени. Клейстотеции видов этого рода обычно шаровидные, очень мелкие, желтые, с однослойным перидием, покрыты рыхлой сетью гиф с желтоватыми или красноватыми гранулами. Сумки образуются на аскогенных гифах по способу крючка. Оболочки сумок разрушаются очень рано, и зрелые клейстотеции содержат массу бесцветных или желтоватых линзовидных аскоспор с экваториальной бороздкой. Обычный субстрат для многих видов из этого рода — хранящиеся растительные продукты. Многие из его представителей ксерофилы, развивающиеся в условиях пониженной влажности, неблагоприятных для роста других грибов. Например, эвроциум ползучий (*E. repens*) вызывает плесневение зерна и многих других продуктов при влажности 13—15 %.

Большое значение имеют эвроциумы и как возбудители биоповреждений промышленных изделий и материалов. Развиваясь при малых значениях влажности и минимуме питания, они вызывают разложение текстиля, целлофана, резины, пластмасс, встречаются даже на стекле оптических приборов, вызывая их порчу. Они ускоряют также процессы коррозии металлов, вероятно, вследствие образования большого количества органических кислот.

Виды эвроциумов обычно осмофильны, т. е. могут развиваться на средах с высоким осмотическим давлением, например с повышенным содержанием сахара (до 20 % и более). *E. repens*, например, часто встречается на заплесневелых джемах и вареньях, где образует обильные конидии и клейстотеции.

Для второго крупного рода эвроциевых с конидиальной стадией аспергилл — эмерицелла (*Emericella*) — характерны шаровидные, довольно крупные клейстотеции, обычно ярко-желтые, окруженные массой крупных толстостенных клеток. Перидий клейстотециев состоит из нескольких слоев переплетающихся гиф. Аскоспоры линзовидные, с экваториальными гребнями, красные или фиолетовые. Виды этого рода встречаются повсеместно в почвах, а также на растительных материалах.

Один из наиболее распространенных видов — эмерицелла лежащая (*Emericella nidulans*) образует быстрорастущие колонии, окраска которых варьирует от зеленой до ярко-желтой в зависимости от степени развития конидий и клейстотециев. Клейстотеции желтые, хорошо видны невооруженным глазом. Этот вид обычен на растительных субстратах, встречается в почвах умеренной зоны и субтропиков, иногда

развивается в дыхательных путях теплокровных животных. Этот вид широко используется в генетических исследованиях для изучения закономерности образования гетерокарионов, в том числе генетического контроля этого процесса, цитоплазматической наследственности, парасексуального процесса и других вопросов.

У видов рода пеницилл конидиеносцы имеют вид кисточки. Их строение разнообразно. Наиболее простые кисточки состоят из одной мутовки фиалид на вершине конидиеносца. Более сложная кисточка состоит из метул — более или менее удлиненных клеток, расположенных на вершине конидиеносца, на каждой из которых в свою очередь располагается мутовка фиалид. Такие кисточки бывают как симметричными, так и асимметричными. Конидиеносцы могут иметь и еще более сложное строение: на его вершине образуются веточки, на них — метулы, а на метулах — мутовки фиалид (рис. 243). Сумчатые стадии известны у многих видов этого рода.

Примером эвродиевых с этой конидиальной стадией может служить род таларомицес — *Talaromyces*, виды которого образуют мелкие шаровидные или неправильной формы клейстотеции с неограниченным ростом. Клейстотеции обычно имеют ярко-желтую или оранжево-желтую окраску и, появляясь в изобилии, придают характерную желтую окраску колониям грибов этого рода.

У широко распространенного в почвах таларомицеса желтого — *T. flavus* в культуре образуется сначала конидиальная стадия — пеницилл червеобразный — *Penicillium vermiculatum*. Затем на гифах развиваются спирально закрученные аскогони и антеридии. После оплодотворения вырастают аскогенные гифы, а из них цепочками образуются сумки. Этот вид часто вызывает биоповреждения различного оборудования и материалов, особенно в тропиках и субтропиках.

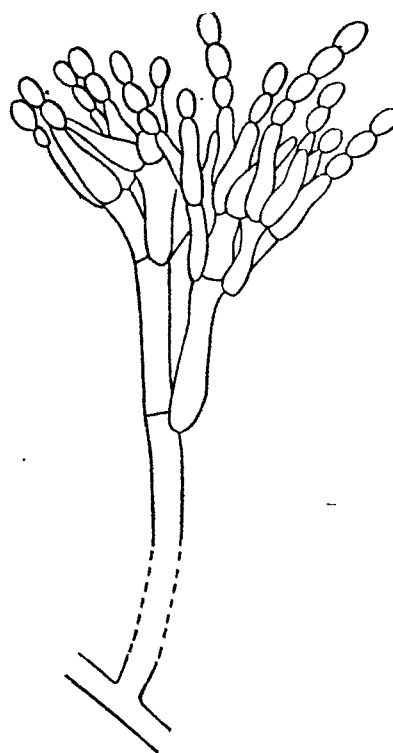


Рис. 243. *Penicillium*. Строение конидиеносца

Порядок микроасковые — *Microascales*

Небольшой порядок микроасковые объединяет грибы с темноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные протуникатные сумки. Перитеции образуются на поверхности субстрата или частично в него погружены. Они имеют шаровидную или грушевидную форму и часто длинный носик, по длине в несколько раз превышающий диаметр перитеция (рис. 244). Парафизы в перитециях отсутствуют, но в их устье образуются перифизы. Оболочки сумок быстро лизируются, и зрелые перитеции содержат массу аскоспор, погру-

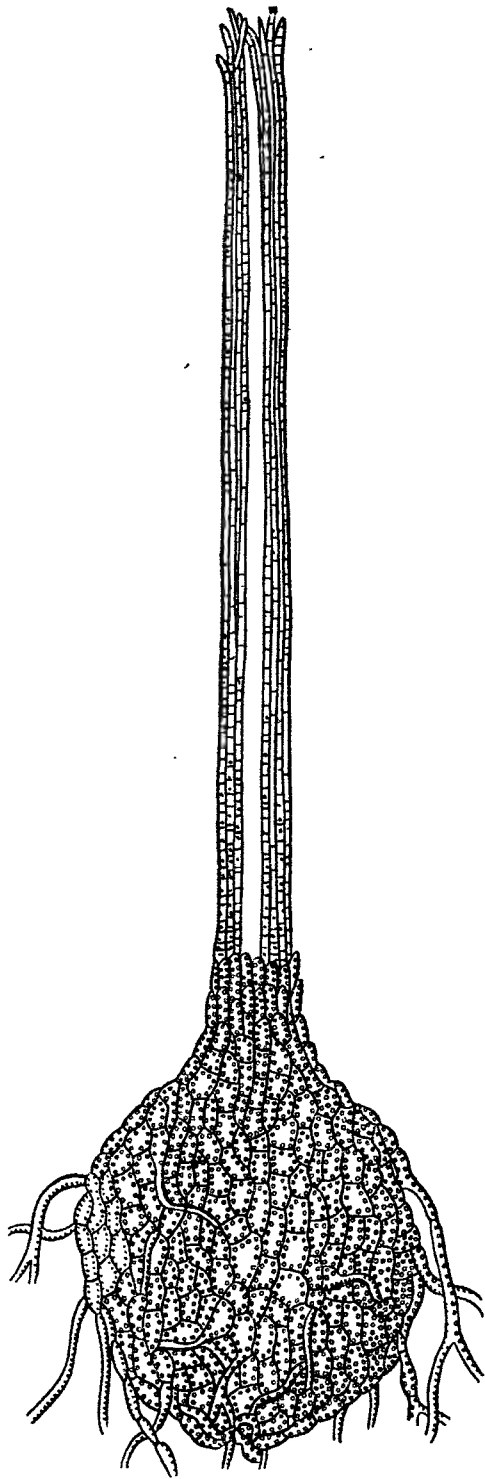


Рис. 244. *Ceratocystis*. Перитеций

дней. Эта болезнь впервые появилась в Голландии в начале нашего века, а затем распространилась по всей Европе и была завезена на американский континент.

Весной под корой больных деревьев развиваются черные коремии конидиального спороношения этого гриба — графiums вязового — *Gra-*

женных в слизь. При ее набухании аскопоры вместе со слизью выходят из перитеция в виде слизистых капель или шнуров. Сумки развиваются на аскогенных гифах по способу крючка или из голых, лишенных клеточных стенок аскогенных клеток.

Микроасковые развиваются как сапротрофы на разнообразных растительных субстратах или как паразиты высших растений. Некоторые из них вызывают серьезные болезни растений, приносящие большой ущерб сельскому и лесному хозяйству, например голландскую болезнь вязов, увядание дуба, гнили различных растений. Известны микроасковые, вызывающие синеву древесины.

Наиболее важный род из этого порядка — род цератоцистис (*Ceratocystis*). К нему относятся такие вредоносные паразиты растений, как цератоцистис вязовый (*C. ulmi*) — возбудитель голландской болезни вязов и бахромчатый — *C. fimbriata*, вызывающий черную гниль батата и болезни многих других растений. Интересную группу видов этого рода представляют грибы — возбудители синевы древесины сосны, ели и некоторых лиственных деревьев. Заболонная часть древесины окрашивается в синий или сероватосиний цвет.

C. ulmi — один из наиболее известных и важных видов этого рода. Он вызывает голландскую болезнь вяза, распространенную в Европе и Северной Америке и приносящую большой ущерб лесам, парковым и защитным насаждениям. У пораженных этим грибом деревьев внезапно желтеют и увядают листья и усыхают концы ветвей. При сильном поражении все дерево может усохнуть в течение нескольких

phium ulmi. Конидии гриба переносятся жуками (ильмовыми заболонниками) в их ходы и вызывают заражение деревьев. Перитеции гриба образуются в трещинах коры и ходах жуков-короедов, но они менее обильны, чем конидиальное спороношение. Интересно отметить, что как конидии, так и аскоспоры гриба погружены в слизь, что облегчает их перенос насекомыми.

ПИРЕНОМИЦЕТЫ

Плодовые тела перитеции, реже клейстотеции, в которых пучком или слоем располагаются унитуникатные сумки. Освобождение аскоспор активное.

Порядок мучнисторосяные, или эризифовые, — Erysiphales

Порядок мучнисторосяные объединяет эуаскомицеты, образующие клейстотеции, в которых сумки в зрелости располагаются правильным пучком или слоем (см. рис. 241, Б). Представители этого порядка — облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания, известные под общим названием «мучнистая роса». В культуре на искусственных питательных средах эти грибы пока не получены.

Белый, позднее темнеющий мицелий мучнисторосяных грибов находится обычно на поверхности пораженных органов растений. На нем образуются специальные структуры — апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в клетки эпидермиса растения-хозяина. У некоторых представителей этого порядка гаустории могут внедряться в мезофилл листа (например, у видов из рода филлактиния — *Phyllactinia*). У грибов из рода левейюла — *Leveillula*, распространенных в засушливых районах, мицелий развивается внутри тканей растения и частично выходит через устьица на его поверхность. Образование мицелия внутри тканей растения — приспособление гриба к обитанию в условиях низкой влажности.

На мицелии мучнисторосяных через несколько дней после заражения развивается конидиальная стадия — прямые неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий (рис. 245, А). У некоторых представителей этого порядка на конидиеносцах образуются одиночные конидии (например, у видов рода *Leveillula*).

В это время пораженные органы растения покрыты мучнистым налетом конидий — отсюда название заболевания — «мучнистая роса». Конидии распространяются воздушными течениями и заражают новые растения. Мучнисторосяные грибы — ксерофилы. Их конидии могут развиваться и прорасти в сухую погоду при относительной влажности воздуха до 60 %.

Сумчатая стадия развивается у мучнисторосяных в конце периода вегетации. На мицелии гриба образуются аскогоны (без трихогины) и антеридии. Содержимое антеридия переходит в аскогон, который делится после этого на ряд клеток, одна из которых содержит дикарион. Эта клетка или непосредственно трансформируется в сумку (у мучни-

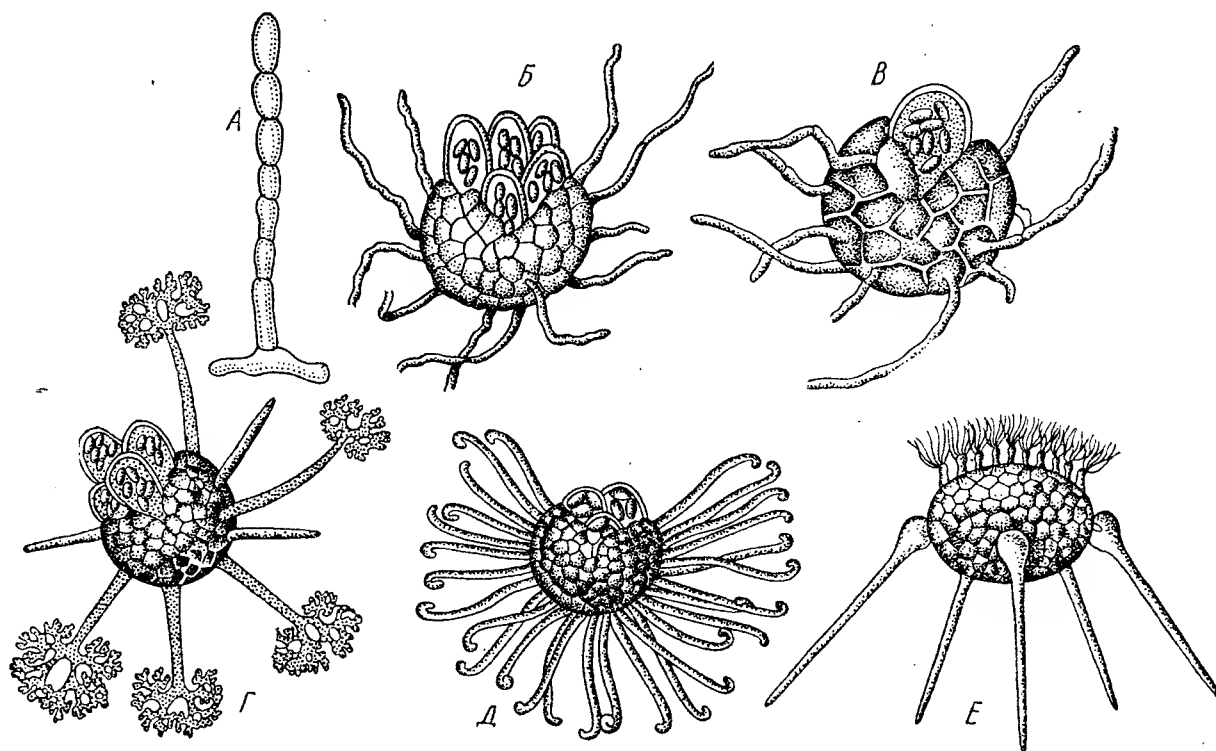


Рис. 245. Порядок Erysiphales. А — конидиеносцы с конидиями; Б—Е — клейстотеции: Б — *Erysiphe*; В — *Sphaerotheca*; Г — *Microsphaera*; Д — *Uncinula*; Е — *Phyllactinia*

сторосяных, образующих только одну сумку в клейстотеции), или из нее развиваются аскогенные гифы, а на них — сумки. Одновременно формируется перидий клейстотеция. Наружный и внутренний слой перидия различаются морфологически и функционально. Наружный слой его состоит из толстостенных гиф и является защитным, а внутренний — из тонкостенных, быстро лизирующихся гиф — выполняет питательную функцию. Из наружных слоев перидия развиваются придатки, или аппендиксы, различного строения (рис. 245). Их форма — характерный признак родов мучнисторосяных, так же как и число сумок в клейстотеции.

Развитие клейстотециев и сумок — длительный процесс. Сумки созревают только осенью, а у некоторых мучнисторосяных — к весне. Зимующей стадией являются клейстотеции, однако у некоторых грибов из этой группы мицелий может сохраняться в зимующих частях растений. В странах с теплым и мягким климатом клейстотеции часто совсем не образуются. Аскоспоры освобождаются из сумок активно. Сумки с созревшими аскоспорами набухают и разрывают перидий клейстотеция. Дальнейшее набухание сумок вызывает разрыв их оболочки, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Мучнисторосяные паразитируют на растениях из разных семейств, однако большинство из них (около 90 %) развивается на двудольных.

Среди немногочисленных паразитов на однодольных наибольшее значение имеет возбудитель мучнистой росы злаков — эризифе злаковая (*Erysiphe graminis*). Этот вид распадается на несколько специа-

лизированных форм, приуроченных к отдельным видам или группам близких видов. Он поражает пшеницу, рожь, ячмень и другие злаки. Клейстотеции *E. graminis*, как и других видов этого рода, содержат несколько сумок и имеют придатки, напоминающие вегетативные гифы (рис. 245, Б).

Такие же придатки характерны и для другого рода мучнисторосяных — сферотека (*Sphaerotheca*), однако у его представителей в клейстотеции образуется только одна сумка (рис. 245, В).

Один из наиболее распространенных видов этого рода — сферотека крыжовника (*S. mors uvae*) — возбудитель американской мучнистой росы крыжовника. Этот гриб происходит из Северной Америки, откуда он был завезен во многие страны. Он поражает ягоды, стебли и листья крыжовника, а также смородину. При сильном заражении кусты гибнут. Ягоды покрываются войлочным налетом мицелия гриба, сначала светлым, а затем темнеющим, они не созревают и теряют товарную ценность.

Для представителей рода *Microsphaera* характерны жесткие экваториальные придатки, дихотомически ветвящиеся на концах (рис. 245, Г). В клейстотециях образуется по несколько сумок. Широко распространена микросфера альфитоидес (*M. alphitoides*) — возбудитель мучнистой росы дуба, сильно поражающая молодые побеги и поросль, часто вызывая их засыхание. На листьях и стеблях молодых побегов образуется характерный белый порошистый налет конидий, а к осени развиваются клейстотеции.

Мучнисторосяные грибы из рода унцинула — *Uncinula* имеют слегка вдавленные снизу клейстотеции с многочисленными жесткими придатками, спирально закрученными на концах (рис. 245, Д). К этому роду относится возбудитель пепелицы винограда — унцинула нектор (*U. necator*), поражающий листья, ягоды и стебли винограда и приносящий в годы массовых вспышек большие потери урожая. Как и у возбудителя мучнистой росы крыжовника, родина этого гриба — Северная Америка, откуда он был завезен в Европу в середине прошлого века.

Наиболее сложно устроенные придатки имеют клейстотеции грибов из рода филлактиния — *Phyllactinia*. Они двух типов: на вершине клейстотеция — в виде тонких, ветвистых гиф, выделяющих слизь, а по экватору клейстотеция — в виде шипов, расширенных у основания в виде луковицы. Оболочка этой расширенной части снизу более тонкая, при высыхании сморщивается, в результате чего экваториальные придатки отгибаются вниз, приподнимая клейстотеций над поверхностью субстрата (рис. 245, Е). Он легко сдувается ветром и, попав на какой-либо субстрат, приклеивается к нему слизью, выделяемой придатками на вершине клейстотеция.

Порядок сферейные — Sphaeriales

Для порядка сферейные характерны типичные кувшиновидные перитеции с хорошо развитым темным перидием, обычно пленчатым, кожистым или твердым. В перитециях содержатся булавовидные или ци-

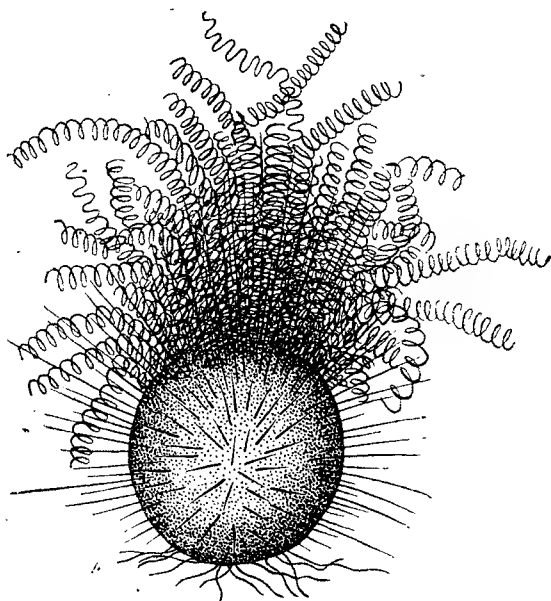


Рис. 246. Перитеций *Chaetomium*

линдрические сумки и у большинства представителей порядка — парафизы и перифизы. Перитеции образуются поодиночке на мицелии или на стромах различного строения. В этом случае собственный перидий перитециев всегда хорошо различим.

При половом процессе у сферейных наблюдается как типичная для аскомицетов гаметангиогамия, так и разнообразные отклонения от типа. Так, у многих антеридии не функционируют или вообще утрачены. В этом случае часто наблюдается сперматизация (например, у видов рода подоспора — *Podospora*, нейроспоры густой — *Neurospora crassa*).

У большинства сферейных аскоспоры выбрасываются из перитеция активно: сумки поочередно вытягиваются, высовываются в отверстие перитеция и выбрасывают аскоспоры. После этого оболочка пустой сумки спадает, и ее место занимает следующая сумка. У примитивных представителей порядка активного выбрасывания спор не наблюдается.

Примером наиболее примитивных сферейных может служить род хетомииум — *Chaetomium*. Виды этого рода распространены на растительных остатках и в почве, где они играют существенную роль в разложении растительного опада. Нередко они встречаются и на разнообразных целлюлозосодержащих материалах и изделиях, например бумаге, книгах и др., которые они могут повреждать. Перитеции у представителей этого рода покрыты волосками (рис. 246), форма которых служит здесь видовым диагностическим признаком. Оболочка сумок у них быстро лизируется, и зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. Их выход из перитеция происходит так же, как у микроасковых: слизь набухает, и аскоспоры выходят из перитеция в длинном слизистом шнуре.

У копрофильных грибов из рода сордария — *Sordaria* перитеции имеют тонкий пленчатый перидий бурого цвета и образуются на мицелии. Парафизы рано разрушаются, и зрелый перитеций содержит только сумки. Аскоспоры у сордарий темноокрашенные, со слизистой оберткой (рис. 247). Наиболее распространенный вид этого рода — сордария навозная — *S. fimicola* — не образует конидиального спороношения и размножается только аскоспорами. Носик перитеция у сордарии положительно фототропичен. Выброшенные из перитеция аскоспоры благодаря слизистым оберткам прилипают к траве, попадают с ней в кишечный тракт травоядных животных, а затем, попав на навоз, прорастают.

Виды этого рода хорошо растут в культуре на питательных сре-

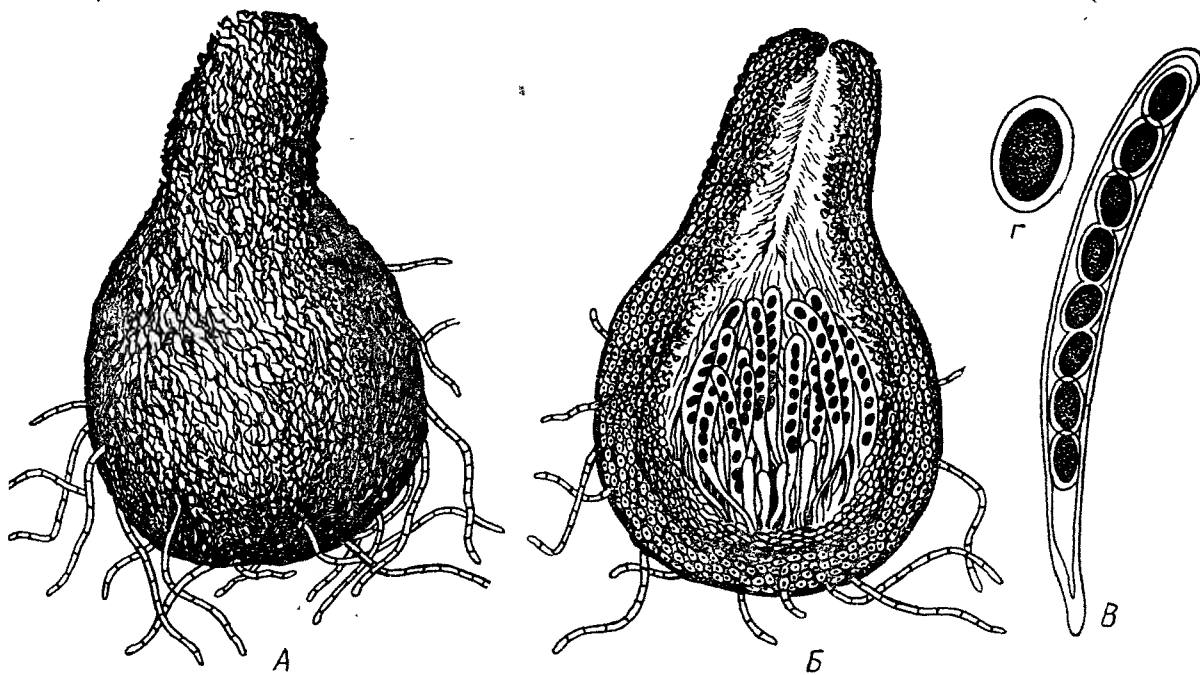


Рис. 247. *Sordaria*. Перитеций: А — внешний вид; Б — разрез; В — сумка; Г — аскоспора

дах, образуя многочисленные перитеции, поэтому их широко используют для изучения физиологии и генетики аскомицетов. Сордария представляет очень удобный объект для генетических исследований. Аскоспоры у нее крупные и расположены в сумках в один ряд, поэтому их легко можно извлечь оттуда в определенной последовательности при помощи микроманипулятора. Получены мутанты сордарий с желтыми и серыми аскоспорами, используемые для скрещивания и последующего генетического анализа.

Особенно широко используют в генетических исследованиях виды близкого к сордарии рода нейроспора — *Neurospora*. Наиболее популярный объект генетики грибов — нейроспора густая — *N. crassa*. Аскоспоры у нее коричневые, с продольной орнаментацией, откуда и происходит название рода (от греч. «нейрос» — жила). Этот вид гетероталличен. На мицелии гриба образуются протоперитеции — аскогоны, окруженные стерильными гифами. От аскогона отходят длинные ветвящиеся гифы — так называемые «поисковые гифы», функционирующие как трихогина. Если поисковые гифы встречают конидию или вегетативную гифу совместимого типа, происходит оплодотворение. Из оплодотворенного аскогона развиваются аскогенные гифы, а на них по способу крючка — сумки.

Другой вид этого рода — нейроспора ситофила — *N. sitophila* — благодаря образованию многочисленных, легко распространяющихся конидий и быстрому росту часто вызывает заражение культур в лабораториях.

У строматических сферейных из родов гипоксилон — *Hypoxylon* и ксилария — *Xylaria* строма обособлена от субстрата, темноокрашен-

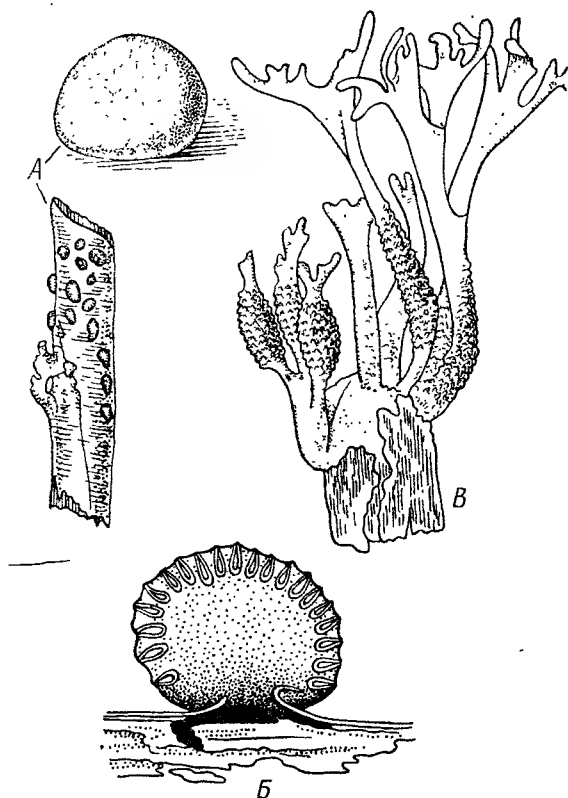


Рис. 248. Строматические представители порядка Sphaeriales. *Hypoxylon*. А — внешний вид стром; Б — разрез стромы с перитециями; В — *Xylaria*, строма

ная, состоит только из гиф гриба. В нее погружены перитеции с хорошо заметным собственным перидием. Носики перитециев выступают из стромы.

У обитающих сапротрофно на древесине видов рода *Hypoxylon* стромы имеют полушаровидную или клубневидную форму (рис. 248, А, Б). Представители другого рода — *Xylaria* — образуют хорошо дифференцированные стромы, расчлененные на стерильную и фертильную части. Виды этого рода обитают на древесине, реже на других субстратах и особенно распространены в тропиках. Их стромы имеют булаво-видную форму или ветвятся в виде оленьих рогов (рис. 248, В). На стромах сначала развивается конидиальная стадия, а затем перитеции.

Порядок диапортовые — Diaporthales

Перитеции диапортовых внешне сходны с перитециями предыдущего порядка — сферейных. Они имеют

плотный кожистый перидий и окрашены в бурый или черный цвет. В носике перитеция находятся перифизы, однако парафизы всегда отсутствуют.

Центр перитеция сначала псевдопаренхиматический, но по мере развития сумок эта псевдопаренхима разрушается. Сумки диапортовых имеют короткую ножку, лизирующуюся при созревании, поэтому в зрелом перитеции сумки свободно лежат в его полости, погруженные в слизь. Верхняя часть оболочки сумки утолщена, и споры выходят из сумки через узкий канал.

Как и у большинства других аскомицетов, паразитирующих на растениях, у диапортовых конидиальные стадии образуются на живом растении, а перитеции развиваются после гибели растения или его частей на отмерших листьях, коре и ветвях деревьев и других растительных субстратах и обычно погружены в них. У многих представителей порядка перитеции формируются в стромах различного строения.

К этому порядку относятся многие возбудители болезней растений, например, гломерелла опоясанная — *Glomerella cingulata* — возбудитель горькой гнили плодов яблони и груши, эндотия паразитическая — *Endothia parasitica*, вызывающая рак каштана, возбудители антракноза (сухой гнили) многих растений.

Гломерелла опоясанная поражает плоды яблони и груши (значи-

тельно реже другие части растения — ветви и листья), вызывая у них горькую гниль. Плоды заболевают еще на дереве, но особенно сильно болезнь развивается при хранении. Пораженная ткань плодов буреет и размягчается. На поверхности пораженных плодов образуется конидиальная стадия гриба — ложа с плотным слоем конидиеносцев. Перитеции этого гриба в природе обнаруживаются довольно редко. Зимует мицелий гриба на мумифицированных плодах. *Endothia parasitica*, паразитирующая на каштанах, вызывает у них серьезное заболевание — рак коры, поражающий ствол и ветви деревьев. Мицелий гриба распространяется в камбии, вызывая гипертрофию тканей, проявляющуюся в виде утолщений ствола и ветвей, а также опухолей. На некротизированной коре под перидермой находятся стромы гриба. Сначала в них образуются одна или несколько крупных пикнид, из которых конидии выходят в виде слизистых шнуров. Позднее, после разрушения верхней части стромы с пикнидами, в ее нижней части развиваются перитеции с очень длинными носиками, полностью погруженные в строму (рис. 249). На пораженных деревьях отмирает кора, которая опадает, обнажая древесину.

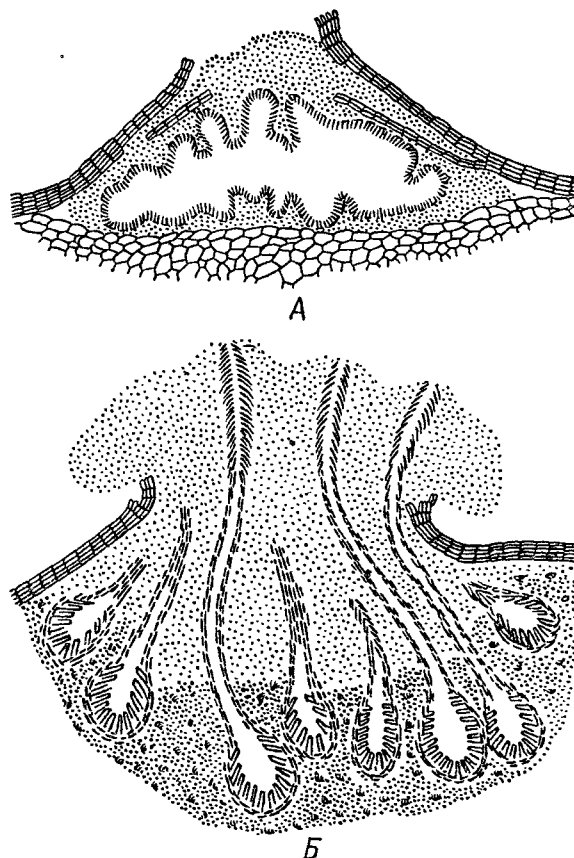


Рис. 249. *Endothia parasitica*. А — строма с пикнидой; Б — строма с перитециями

Порядок гипокрейные — Hypocreales

Гипокрейные — большая и разнообразная группа пиреномицетов, включающая более 100 родов. Для этого порядка характерны мягкие или мясистые перитеции яркой или светлой окраски. Перитеции образуются на мицелии на поверхности или внутри субстрата, на рыхлом мицелиальном сплетении, называемом субикулюмом, или на стромах такого же характера, как и перитеции.

В старых системах аскомицетов в этот порядок включали и спорыньевые — Clavicipitales, также образующие ярко- или светлоокрашенные мягкие перитеции и стромы. Однако сейчас доказано, что развитие перитециев у этих групп существенно различается. Если по характеру развития перитециев спорыньевые сходны со сферейными, то гипокрейные имеют уникальный тип развития, свойственный только представителям этого порядка.

У перитециев гипокрейных хорошо развит перидий, в них образу-

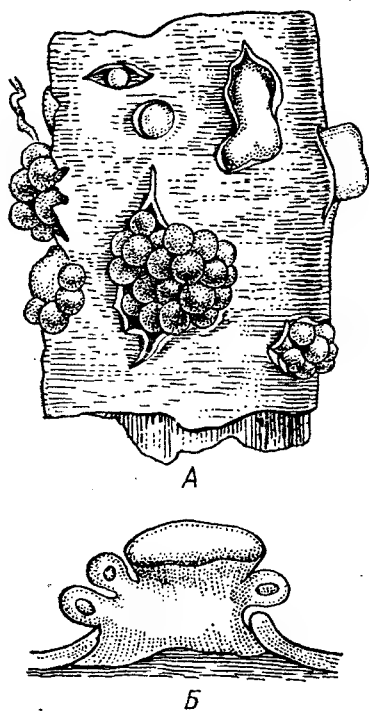


Рис. 250. *Nectria cinnabarina*. А — внешний вид конидиальных стром и перитециев; Б — разрез через строму

ются перифизы, но настоящие парафизы всегда отсутствуют. Вместо них в перитециях образуются так называемые апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху, с ее «потолка». Цилиндрические или булавовидные сумки отходят от дна и нижней части боковых стенок перитеция и врастают между апикальными парафизами. В зрелых перитециях апикальные парафизы часто разрушаются.

Свободные перитеции образуются на поверхности субстрата одиночно или группами или погружены в него. У многих гипокрейнных перитеции развиваются в субикулюме или в стромах. Субикулюм представляет собой поверхностное мицелиальное сплетение на субстрате. Он образуется у представителей семейства гипомицетовые — Нуромусетасеае, обычно паразитирующих на грибах.

По характеру расположения перитециев стромы гипокрейнных могут быть двух типов. У одних представителей этого порядка формируются базальные стромы с поверхностными перитециями, погруженными в строму только основаниями. Базальные стромы часто мелкие, не более 1 см, подушковидные или полушаро-

видные. Стромы такой формы встречаются у некоторых видов из рода нектрия — *Nectria* (рис. 250). Второй тип — компактные стромы с погруженными в них перитециями. Их форма также разнообразна. Стромы этого типа могут быть распростертыми или подушковидными (гипокрея *Hypocrea*, см. рис. 252) цилиндрическими, булавовидными, головчатыми (подострома — *Podostroma*). Иногда они достигают довольно крупных размеров — 5—6 см. Стромы гипокрейнных имеют светлую (белую или желтоватую) или яркую окраску, обычно желтую, оранжевую, красную, реже синюю или фиолетовую.

В цикле развития гипокрейнных часто присутствует конидиальная стадия, нередко играющая важную роль в распространении того или иного вида, а иногда почти полностью замещающая сумчатую стадию.

У многих гипокрейнных известен плеоморфизм. Часто в цикле развития у грибов этого порядка образуются две конидиальные стадии (например, макроконидии и микроконидии конидиальной стадии фузариум — *Fusarium*, характерной для многих гипокрейнных).

Гипокрейнные паразитируют на растениях, грибах и насекомых, а также встречаются как сапротрофы в почве, на древесине, растительных субстратах. Сапротрофы из этого порядка чаще всего обитают на древесине (виды из родов *Hypocrea*, *Podocrea* и многих других), а также в почве. Некоторые представители этого порядка — копрофилы. Известны гипокрейнные, обитающие в морях на погруженной в воду древесине, например виды из рода галонектрия — *Halonectria*.

Многие гипокрейные паразитируют на миксомицетах, грибах и лишайниках. Фитопатогенные развиваются на морских водорослях, мхах, папоротниках. Однако большинство их поражает цветковые растения. Это виды рода *Nectria*, вызывающие серьезные болезни деревьев, виды *Gibberella*, часто паразитирующие на злаках, и многие другие.

Гипокрейные можно найти во всех зонах земного шара, многие из них широко распространены в умеренной зоне. Однако наиболее разнообразно они представлены в тропиках.

У представителей рода *Nectria* перитеции образуются поодиночке или группами на субстрате или на маленьких подушковидных стромах. Самый обычный вид этого рода — нектрия киноварно-красная (*N. cinnabarina*), встречающийся повсеместно на отмерших ветвях кустарников и деревьев, преимущественно лиственных. Обычно он обитает как сапротроф на опавших или отмерших по тем или иным причинам ветвях, однако может развиваться и как раневой паразит.

Мицелий гриба развивается под корой ветвей, проникая и в древесину. Весной на нем образуется конидиальное спороношение — туберкулярия обыкновенная (*Tubercularia vulgaris*). Конидиальные стромы имеют вид маленьких оранжево-розовых подушечек (рис. 250, А), на которых располагается слой простых или слабоветвящихся конидиеносцев с конидиями. Стромы закладываются на мицелии под корой в виде маленьких беловатых или розовых подушечек, увеличивающихся в размерах и прорывающих кору. Конидии гриба очень эффективно распространяются каплями дождя. Конидиальное спороношение у *N. cinnabarina* более обильно, чем сумчатое. Во время периода вегетации гриб размножается конидиями, разносимыми каплями дождя или ветром. В районах с мягкой зимой конидии обычно образуются весь год.

Позднее, в конце лета или осенью, на тех же стромах или рядом с ними развиваются темно-красные перитеции гриба. Они закладываются по краям конидиальной стромы, у ее основания, и образуют большие группы (до 30 перитециев). С развитием перитециев вид стромы меняется — они приобретают темно-красную окраску и зернистый вид (рис. 250, А). Выбрасываются аскоспоры чаще весной.

Нектрия киноварно-красная способна поражать деревья, в отдельных случаях вызывая у старых экземпляров гибель отдельных ветвей, а у молодых сеянцев — полную гибель. Заражение обычно происходит через раны различного происхождения.

Из паразитов, относящихся к этому роду, наибольшее значение имеет нектрия галлообразующая — *N. galligena*, распространенная в Европе и Северной Америке и вызывающая так называемый европейский, или обыкновенный, рак яблони. Заболевание наблюдается в районах с сильным увлажнением. Европейский рак кроме яблони поражает грушу, вишню и черешню, а также бук, дуб, клен и др. Заболевание представляет собой некроз коры, сопровождающийся появлением наплывов и глубоких ран. Гриб поражает стволы деревьев и ветви, иногда плоды.

На мертвой коре и поверхности ран развивается конидиальное

спороношение гриба. Конидии образуются на мицелии или небольших строммах кремово-белого цвета. Перитеции паразита формируются на пораженной коре и по краям ран. В отличие от *N. cinnabarina* у *N. galigena* нет стром, и ее шаровидные темно-красные перитеции располагаются одиночно или группами непосредственно на субстрате. Гриб зимует в пораженной коре и древесине в виде мицелия, перитециев и аскоспор. Развитию паразита благоприятствует мягкий климат — продолжительное теплое лето и мягкая зима с достаточным количеством осадков.

Для другого важного рода из порядка гипокрейные — гибберелла — *Gibberella* характерны мягкие кожистые перитеции черного или черно-коричневого цвета. Если их рассматривать под микроскопом в лактофеноле, они имеют синюю окраску. Перитеции у представителей этого рода образуются непосредственно на субстрате или строммах темно-синего цвета.

Широко распространенный вид этого рода — гибберелла Фуджикурои (*G. fujikuroi*). Он встречается во влажных теплых районах умеренной зоны, тропиках и субтропиках. Его можно обнаружить в окультуренных и неокультуренных почвах и на растениях из большого числа семейств, у которых он поражает корни, стебли, семена. Этот вид распространен преимущественно в конидиальной стадии — фузариум монилиевидный (*Fusarium moniliforme*) с очень обильными микроконидиями в цепочках, образующими порошковидный налет, и небольшим количеством макроконидий изогнутой веретеновидной формы с тремя — семью перегородками. Перитеции гриба развиваются только на отмерших частях растений. Они поверхностные, шаровидные или конические. Гибберелла Фуджикурои — гетероталлический вид.

Особенно часто этот гриб вызывает заболевания злаков — риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго. Это возбудитель одной из наиболее серьезных болезней риса — «баканэ»; или «болезни дурных побегов», распространенной в ряде стран Азии (Японии, Индии и др.). У больных растений риса вытягиваются междоузлия, листья становятся более узкими и длинными, а при сильном поражении растения становятся хлоротичными и гибнут. Такие симптомы вызывают ростовые вещества — гиббереллины, которые гриб образует в пораженном растении. Подобные же симптомы гриб вызывает и на других растениях, например сахарном тростнике и кукурузе.

Другой вид этого рода — гибберелла кукурузная (*G. zaeae*) — развивается на пшенице, ячмене, ржи, овсе, в тропиках и субтропиках — на рисе и кукурузе. Он поражает всходы, корни, стебли и соцветия взрослых растений. Во влажных районах возделывания пшеницы этот гриб вызывает ее серьезное заболевание, приводящее к снижению урожая, ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит токсин и при употреблении его в пищу вызывает отравление (так называемый «пьяный хлеб»). На колосьях и солоmine образуется розовый налет конидиального спороношения гриба — фузариума злакового — *Fusarium graminearum*. В конце вегетации и после уборки в снопах на пораженной соломе, обычно на нижних узлах, группами развиваются черно-синие перитеции гриба (рис. 251).

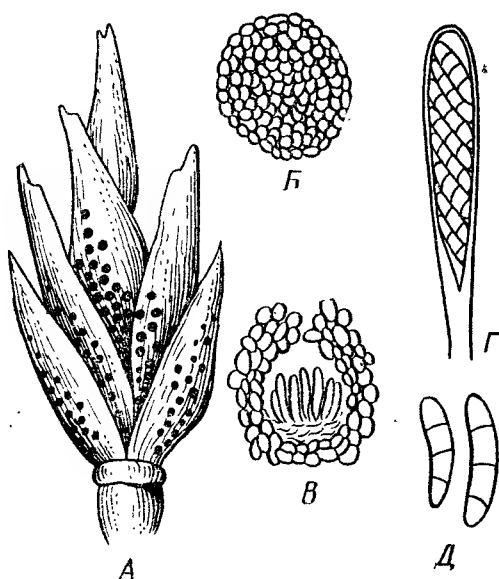


Рис. 251. *Gibberella zeae*. А — перитеции на колосках пшеницы; Б — внешний вид перитегия; В — разрез перитегия; I — сумка; Д — аскоспоры

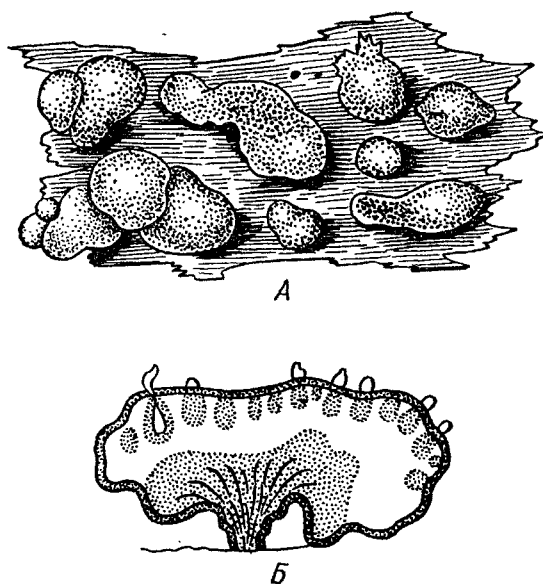


Рис. 252. *Hypocrea*. Внешний вид (А) и разрез стромы (Б)

Большое значение имеет еще один вид из порядка гипокрейные — микронектриелла снежная (*Micronectriella nivalis*) с конидиальной стадией фузариум снежный (*Fusarium nivale*), вызывающий заболевание злаков под названием «снежной плесени». Болезнь развивается ранней весной, сразу после таяния снега. На листьях озимых появляется рыхлый мицелий паразита, гибнут участки посевов, образуя характерные плешки («выпревание» озимых). Конидиальное спороношение гриба развивается у основания стеблей и на остатках погибших растений в течение всего периода вегетации. Перитеции его также образуются в нижней части стебля, на влагалище листа под эпидермисом и выглядят как многочисленные мелкие черные точки.

Представители рода гипокрея — *Hypocrea* — сапротрофы на древесине, растительных остатках, мхах, старых плодовых телах трутовиков. Стромы у них обычно распростертые, подушковидные или полушаровидные, мясистой или восковатой консистенции, светлоокрашенные (беловатые, светло-желтые, зеленоватые). Перитеции располагаются в один ряд по периферии стромы. У некоторых видов конидиальные стадии значительно преобладают в цикле развития над сумчатой, которая развивается лишь спорадически.

Гипокрея рыжая — *H. rufa* (рис. 252, А) представляет собой сумчатую стадию широко распространенного в почвах, на древесине, растительных остатках и целлюлозосодержащих материалах гриба триходерма зеленая — *Trichoderma viride*. Ее красноватые, позднее красно-коричневые стромы развиваются на древесине, коре, реже — сухой траве. Они имеют подушковидную форму и часто группами сливаются. В благоприятных условиях они поднимаются над субстратом и

иногда дифференцируются на короткую стерильную ножку и подушковидную часть, в которую погружены перитеции (рис. 252, Б). В природе этот вид встречается преимущественно в конидиальной стадии. Триходерма зеленая — активный продуцент целлюлазы, использующийся для ее промышленного получения.

Порядок спорыньевые, или клавицепсовые, — *Clavicipitales*

Спорыньевые образуют перитеции в хорошо развитых строматах, состоящих только из гиф гриба. Строматы обычно мясистые, светло- или яркоокрашенные. Их форма разнообразна: от распростертых по субстрату или подушковидных до булавовидных или головчатых, дифференцированных на стерильную ножку и расширенную часть, несущую перитеции. Строматы развиваются на субстрате — обычно на пораженных органах растения-хозяина, как, например, у эпихлое рогозовидной (*Epichloë typhina*, рис. 253), или из склероциев (виды спорыньи — *Claviceps* рис. 254), или из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина (виды рода кордицепс *Cordyceps*, рис. 255). Лишь у немногих представителей этого порядка строма развита слабо и представляет рыхлый субкулюм или вообще отсутствует.

Перитеции спорыньевых имеют типичное строение, с тонким мягким или мясистым перидием, белые или светлые, реже темноокрашенные. Они или погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев в виде конических бугорков, или над стромой поднимается значительная часть их.

По окраске и консистенции стром и перитециев спорыньевые сходны с предыдущим порядком — гипокрейными, ранее эти группы даже объединяли по этим признакам в один порядок. Однако было показано, что перитеции у представителей этих порядков развиваются по-разному. У спорыньевых оно происходит по типу, характерному для порядка сферейные. На ранних стадиях развития в перитециях находятся настоящие парафизы, которые обычно быстро лизируются. Спорыньевые отличаются от гипокрейных также строением сумок и аскоспор. Сумки у них очень длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине оболочкой. Аскоспоры всегда нитевидные, обычно с многочисленными поперечными перегородками. Их длина в 50—100 или более раз превышает толщину. У многих представителей порядка после освобождения из сумки аскоспоры распадаются на отдельные клетки, каждая из которых способна к прорастанию.

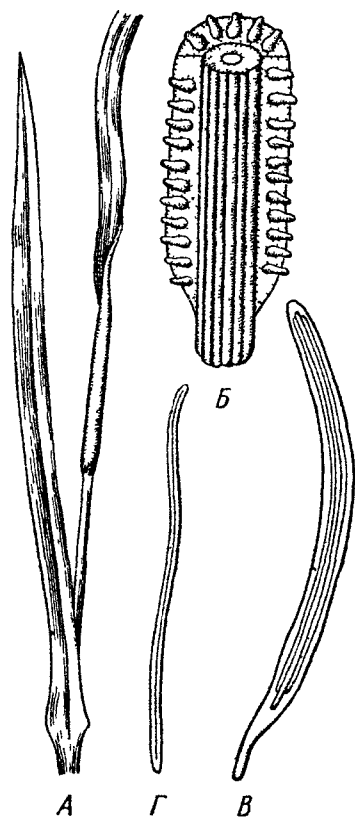


Рис. 253. *Epichloë typhina*. А — внешний вид растения, пораженного «чехловидной болезнью»; Б — разрез стромы с перитециями; В — сумка с аскоспорами; Г — аскоспора

К моменту созревания аскоспор в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выходят наружу. Споры расположены в сумке параллельным пучком и выбрасываются поочередно.

Половой процесс изучен лишь у немногих спорыньевых. Все представители этого порядка, по-видимому, гомоталличны. У видов рода спорынья по периферии стромы закладываются многочисленные камеры, каждая из которых содержит многоядерный аскогон без трихогины и расположенные на той же гифе многоядерные антеридии. После плазмогамии развиваются аскогенные гифы, а на них сумки, содержащие по восемь аскоспор. Одновременно образуется тонкий перидий, отделяющий перитеций от ткани стромы. В цикле развития многих спорыньевых большую роль играет конидиальная стадия.

Большинство представителей порядка спорыньевых — паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие обитают как сапротрофы на почве или на древесине. Большую группу составляют паразиты растений из этого порядка, встречающиеся исключительно на однодольных из семейств злаков и осоковых. Наиболее распространенные из них — спорынья пурпурная — *Claviceps purpurea*, развивающаяся на многочисленных видах злаков, и эпихлое рогозовидная — *Epichloë typhina* — возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков. Для этой группы видов спорыньевых характерна строгая органотропная специализация. Большинство из них развивается на строго ограниченных частях растений — побегах с зачатками соцветий, в завязях и т. д.

У *E. typhina* стромы распростерты и расположены на стеблях, окружая их в виде чехла. На его поверхности образуются мелкие одноклеточные конидии. В июле — августе конидиальная строма утолщается и приобретает оранжевую окраску, в ней развиваются многочисленные перитеции (рис. 253, А, Б). Мицелий паразита распространяется в растении диффузно, по межклетникам, а в зоне зачатка соцветия его гифы внедряются в клетки сосудистых пучков. Перитеции развиваются только на побегах, содержащих соцветия.

Этот гриб встречается на многочисленных видах многолетних злаков, особенно часто на еже сборной, полевице, а также на овсянице, мятликах, вызывая у них так называемую «чехловидную болезнь». Заболевание это не очень вредносно на пастбищах, однако приносит серьезный ущерб при культуре трав на семена.

Виды рода спорынья — *Claviceps* — образуют темные твердые склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями (рис. 254, Б, В).

Большинство представителей этого рода развивается на злаках, некоторые паразитируют на осоковых. Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид рода — *C. purpurea*. Он паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих. Особенно часто встречается на ржи, тимофеевке, пырее, костре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграс, молинию и другие травы.

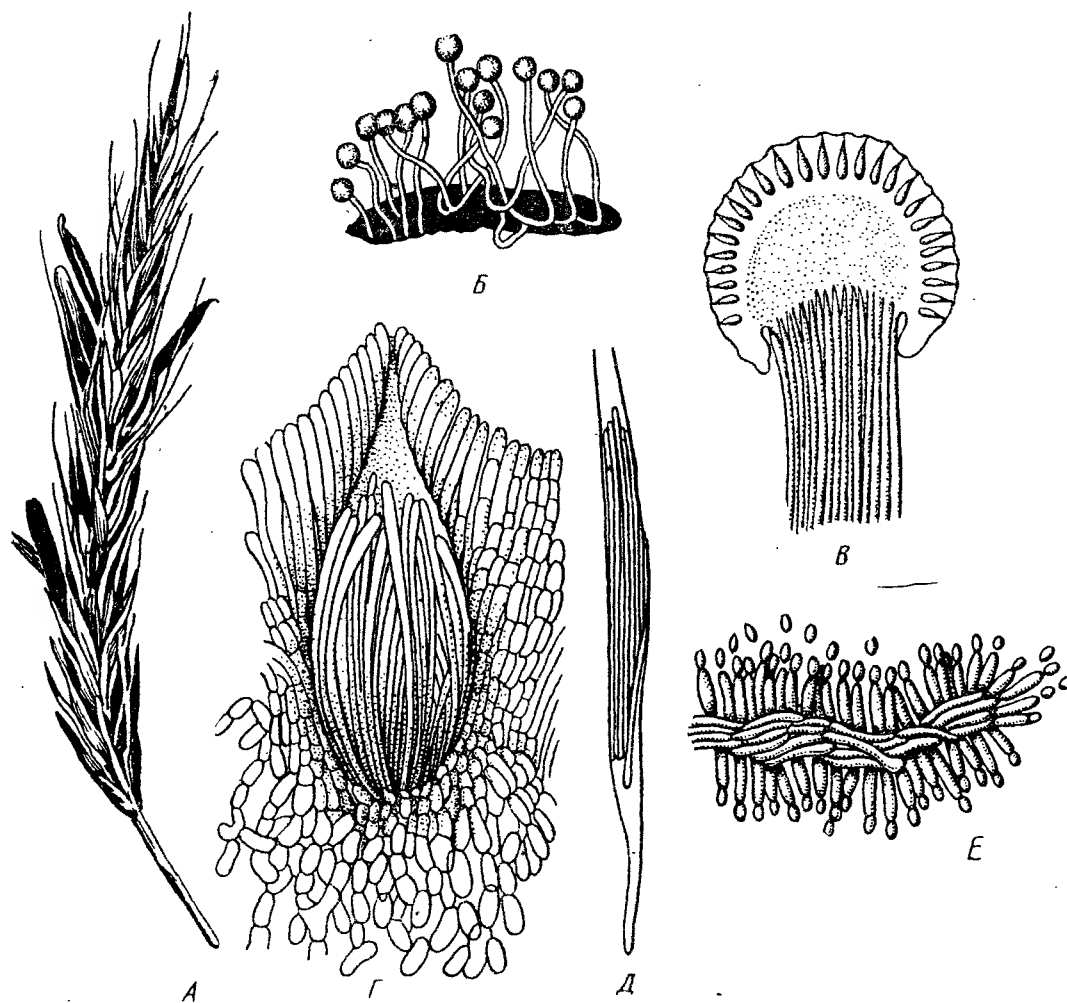


Рис. 254. *Claviceps purpurea*. А — колос ржи со склероциями; Б — склероций, проросший головчатыми стромы; В — разрез стромы с перитециями; Г — отдельный перитеций в строме; Д — сумка с аскоспорами; Е — конидиальная стадия — *Sphacelia*

На пораженных спорыньей соцветиях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета (рис. 254, А). Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или с дикорастущих злаков, встречающихся по краям полей, межам. Весной склероции прорастают головчатыми стромы. По периферии головок стром образуются перитеции. Из каждого склероция обычно развивается несколько стром (рис. 254, Б). Их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета.

Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна через них проникнуть и заражения не происходит. Если же цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают и их ростковые трубки достигают завязи.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба — сфацелия — *Sphacelia* (рис. 254, E). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Медвяная роса имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров. «Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. Конидии могут распространяться и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, а после высыхания капель «медвяной росы» они могут переноситься ветром. Склероции развиваются медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание приурочено ко времени спелости зерна. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья в незначительной степени снижает их урожай. Практическое значение спорыньи в первую очередь определяется не снижением урожая или ухудшением качества семян под действием этого гриба, а токсическим действием алкалоидов, содержащихся в его склероциях. Спорынья — один из давно известных токсических грибов. Сейчас токсикоз у людей, вызываемый алкалоидами спорыньи, попавшими в зерно, а затем в муку и продукты из нее, наблюдается очень редко. Однако в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе и в периоды сильных вспышек уносил большое число жертв.

Клавицепсотоксикоз, или эрготизм, обусловлен способностью алкалоидов спорыньи вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и их действием на нервную систему. Он известен в двух формах — гангренозной (так называемый «антонов огонь») и конвульсивной («злые корчи»).

Алкалоиды спорыньи широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний. В официальную медицину спорынья была введена в начале XIX в., тогда же было начато и изучение алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба. Однако еще задолго до этого склероции широко применяли в акушерстве.

Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов. Первая группа — классические алкалоиды спорыньи — производные лизергиновой или изолизергиновой кислот. Наиболее ценны для медицины пептидные алкалоиды, в состав которых входят лизергиновая или изолизергиновая кислота, пептид и пировиноградная кислота или ее производные. Это алкалоиды эрготаминовой (эрготамин, эргозин и их изомеры) и эрготоксиновой (эргокристин, эргокриптин и др.) групп. Некоторые производные лизергиновой кислоты (амид, диэтиламид) обладают галлюциногенными свойствами. Вторая группа — клавиновые алкалоиды (агроклавин, элимоклавин и др.) — известна относительно недавно.

В промышленном производстве алкалоидов спорыньи используют два метода их получения: из склероциев, выращенных на растениях, и

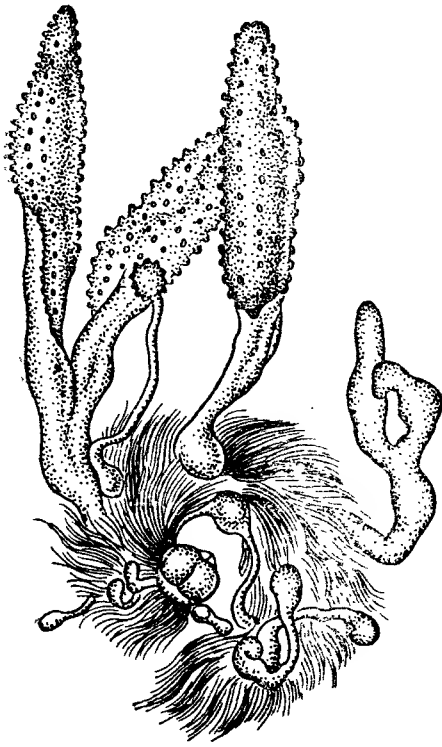


Рис. 255. *Cordyceps*. Псевдосклеротий в теле личинки бабочки, проросший стромами

путём биосинтеза алкалоидов в сапротрофной культуре спорыньи. Химический синтез алкалоидов возможен, но экономически невыгоден.

Крупную группу видов составляют спорыньевые, паразитирующие на членистоногих (насекомых и пауках). К ней относится большинство видов крупного рода *Cordyceps*. Виды этого рода — паразиты насекомых, пауков и значительно реже грибов. Их стромы развиваются из плотной массы мицелия, заполняющей тело хозяина, — эндосклероция, или псевдосклероция. Размеры и форма стром разнообразны.

Один из наиболее распространенных видов этого рода — кордицепс военный — *C. militaris*, развивающийся на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Он часто встречается на куколках коконопрядов. Аскоспоры гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают, и их ростковые трубки внедряются в тело хозяина через дыхальца или непосредственно через покровы, гидролизуя хитин. Гифы гриба развиваются в теле насекомого, образуя цилиндрические гифенные тела, постепенно заполняющие все тело хозяина. После гибели куколки и использования грибом всего ее содержимого в ее покровах образуется твердая гифенная масса псевдосклероция. Осенью псевдосклероции прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными головчатыми стромами, поднимающимися над поверхностью почвы (рис. 255).

Порядок лабульбениевые — Laboulbeniales

К этому порядку относятся высокоспециализированные облигатные паразиты наружных покровов насекомых и клещей. Грибы этой группы не способны расти на искусственных питательных средах.

Вегетативное тело лабульбениевых представляет рецептакул, обычно тканевого строения. Рецептакул имеет ножку, которой прикрепляется к покровам насекомого (рис. 256), а также придатки, на которых развиваются антеридии. В антеридиях образуются мелкие неподвижные клетки — спермации. Женский половой орган лабульбениевых состоит из трех клеток — вытянутой трихогины, центральной трихофорной клетки и карпогенной клетки, или аскогона. Трихофорная клетка и аскогон окружены оберткой из одного-двух слоев клеток. Половой процесс у этой группы — сперматизация. После оплодотворения аскогон делится на три клетки. Центральная из них двухъядерна и образует четыре аскогенные клетки. Из их выростов развиваются сумки.

Перитеции мелкие, содержат только сумки, парафизы и перифизы в них отсутствуют. Аскоспоры имеют веретеновидную или игольчатую форму (рис. 256, В).

Порядок объединяет около 1500 видов. Они встречаются повсеместно, но наиболее обильно представлены в тропиках и субтропиках. У лабульбениевых часто наблюдается не только узкая специализация в отношении видов насекомых-хозяев, но и так называемая позиционная специфичность — прикрепление гриба к строго определенным точкам наружного скелета насекомых. Причины такой специфичности не ясны.

Порядок лабульбениевые представляет интерес с точки зрения происхождения аскомицетов. Именно эту группу грибов рассматривают как исходную те микологи, которые выводят аскомицеты из красных водорослей. Подробно этот вопрос разобран в разделе «Происхождение и эволюция аскомицетов» (с. 386).

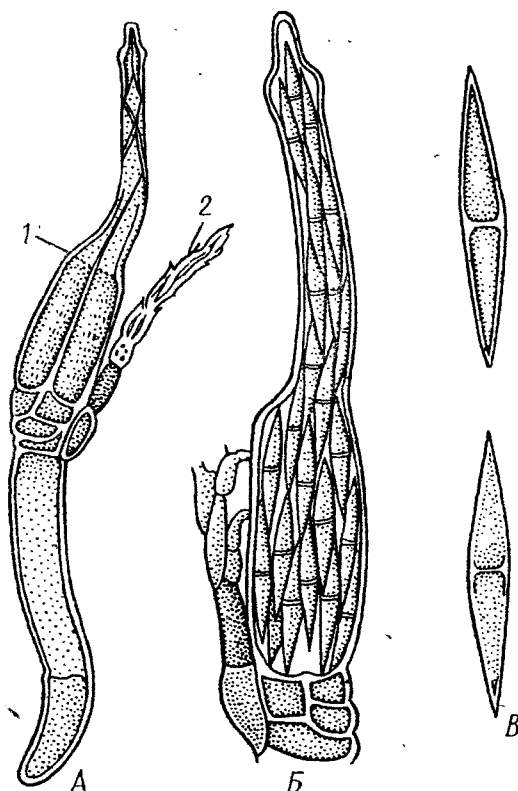


Рис. 256. Порядок Laboulbeniales. А — таллом с перитецием (1) и антеридиями (2); Б — перитеций в разрезе; В — аскоспоры

ДИСКОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — апотеции. Освобождение аскоспор активное. Исключение — порядок трюфелевые, у которых аскоспоры освобождаются после разрушения перидия плодового тела.

Порядок гелоциевые — Helotiales

Для порядка гелоциевые характерны сумки, вскрывающиеся при освобождении аскоспор в виде трещины или поры (рис. 257). Плодовые тела большей частью типичные апотеции небольшого размера, хотя у некоторых известны нетипичные апотеции булабовидной, шпательевидной или другой формы.

Представители порядка обитают как сапротрофы на различных растительных субстратах, принимая активное участие в разложении растительного опада. Среди гелоциевых известны и многочисленные паразиты растений, вызывающие такие заболевания, как плодовая гниль яблок и груш (монилиния фруктовая — *Monilinia fructigena*), белая гниль растений (склеротиния склероциорум — *Sclerotinia sclerotiorum*), серая гниль растений (ботриотиния Фукеля — *Botryotinia fuckeliana*), рак лиственницы (лахнеллула Уилкомма — *Lachnellula willkommii*), антракноз смородины (псевдопепица смородины — *Pseudopeziza ribis*) и многие другие.

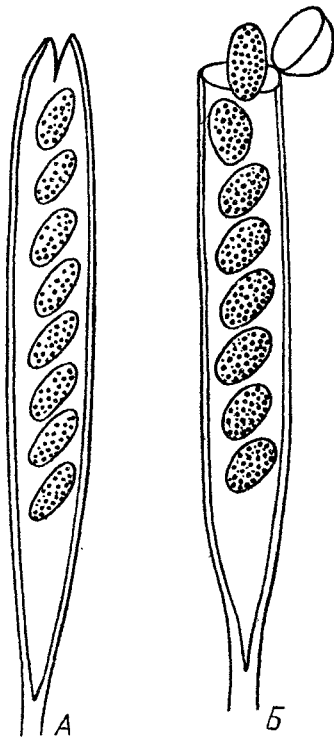


Рис. 257. Вскрытие сумок у дискомицетов трещиной (А) и крышечкой (Б)

Один из наиболее распространенных видов паразитических гелоциевых — *Monilinia fructigena*. Для видов этого рода характерно образование полых склероциев в плодах растений из семейств розоцветные и брусничные. В цикле их развития всегда наблюдается конидиальная стадия типа монилия — *Monilia* — подушечки коротких конидиеносцев, на которых образуются длинные, часто ветвящиеся цепочки конидий (рис. 258).

M. fructigena вызывает плодовую гниль яблок и груш. Гриб заражает плоды с поврежденной кожей. Инфекция часто переносится жуком-казаркой. Питаясь пораженными плодами, жук при откладывании яиц переносит конидии паразита в здоровый плод на лапках, брюшке и в экскрементах. Конидии гриба прорастают одновременно с развитием личинок жука, которые питаются зараженной грибом мякотью плода.

На пораженных плодах образуются пятна отмершей ткани, а на них концентрическими кольцами развиваются желтоватые подушечки конидиального спороношения гриба. Зараженные плоды опадают с дерева и служат источником инфекции. Плоды, оставшиеся на дереве, превращаются в склероции. В пораженных плодах формируются полые шаровидные склероции, снаружи и внутри покрытые черной корой. Они располагаются под эпидермисом пораженных яблок, приобретающих в связи с этим черную окраску. Склероции зимуют, а весной на них снова развивается конидиальное спороношение гриба. Апотеции у этого вида образуются редко.

Наиболее важный вид другого рода гелоциевых — склеротиния (*Sclerotinia*) — *S. sclerotiorum*, вызывающая белую гниль различных растений. Он поражает как вегетирующие растения, так и овощи при

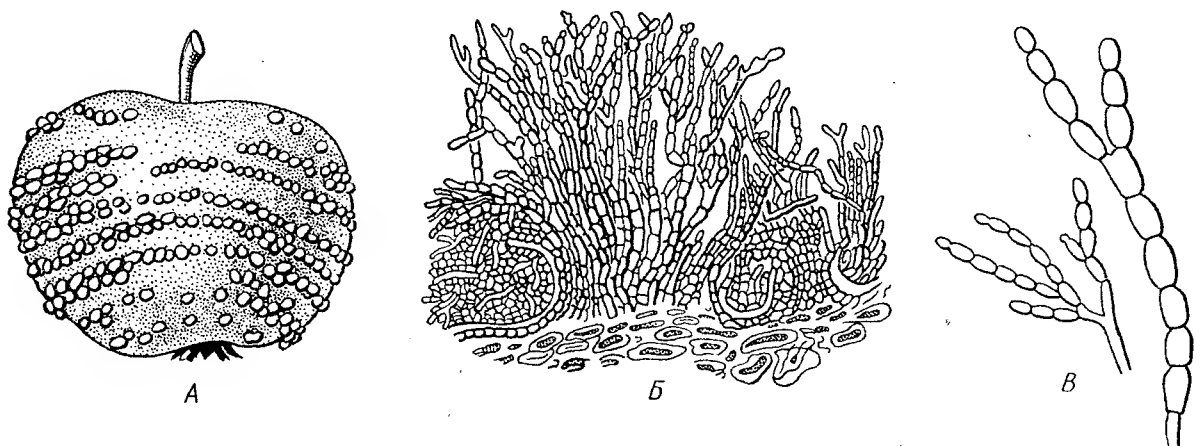


Рис. 258. *Monilinia fructigena*. А — пораженный плод яблони с конидиальным спороношением гриба; Б — конидиальная стадия — *Monilia*; В — отдельные конидиеносцы

хранении. Этот вид развивается на стеблях и соцветиях подсолнечника, на плодах кабачков, томатов и других растений, на моркови, свекле и кочанах капусты при хранении. На поверхности пораженных частей растения гриб образует войлочный белый мицелий, на котором в большом количестве формируются склероции (рис. 259). Форма их зависит от формы полостей в тех частях растения, где они развивались. Склероции имеют белую или сероватую мякоть и черную кору. Конидиальное спороношение у видов этого рода отсутствует. Апотеции образуются из склероциев весной. Пораженная ткань растений под действием ферментов гриба размягчается и разрушается.

Ботриотиния Фукеля — *Botryotinia fuckeliana* вызывает серую гниль как вегетирующих растений, так и хранящихся овощей и плодов. Она часто наблюдается на землянике, пионах, винограде и многих других растениях. Этот вид встречается в природе преимущественно в конидиальной стадии (ботритис серый — *Botrytis cinerea*), образующей на пораженных частях растений пушистый серый налет. На мицелии этого вида формируются также склероции типичного строения.

Сапротрофные гелотии можно обнаружить на древесине, растительных остатках, реже на почве в лесах. Так, на поваленных стволах деревьев и крупных ветвях часто в больших количествах развиваются хорошо заметные ярко-желтые апотеции калицеллы лимонно-желтой — *Calycella citrina*. На почве хвойных лесов часто можно встретить довольно крупные шпательевидные апотеции спатулярии желтоватой — *Spathularia flavida* или образующие «ведьмины кольца» апотеции кудонии закрученной — *Cudonia circinans*, состоящие из тонкой ножки и волнистой шляпки (рис. 260).

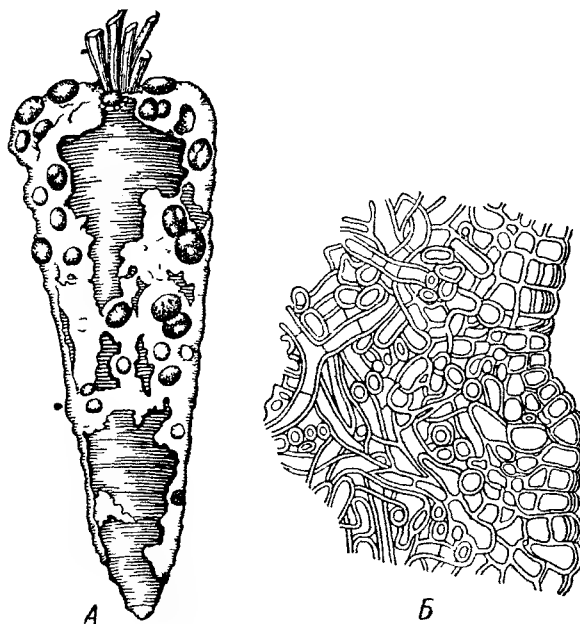


Рис. 259. *Sclerotinia sclerotiorum*. А — мицелий и склероции гриба на моркови; Б — разрез склероция

Порядок фацидиевые — Phacidiales

У фацидиевых апотеции образуются на субстрате или в строме и долго прикрыты сплетением мицелия. Они вскрываются к моменту созревания в результате разрыва прикрывающего их сплетения гиф щелью или лопастями. Форма апотециев у этой группы округлая или линейная (рис. 261, Б, Г). К этому порядку относятся как сапротрофы на растительном опаде, ветвях деревьев и кустарников, так и паразиты высших растений.

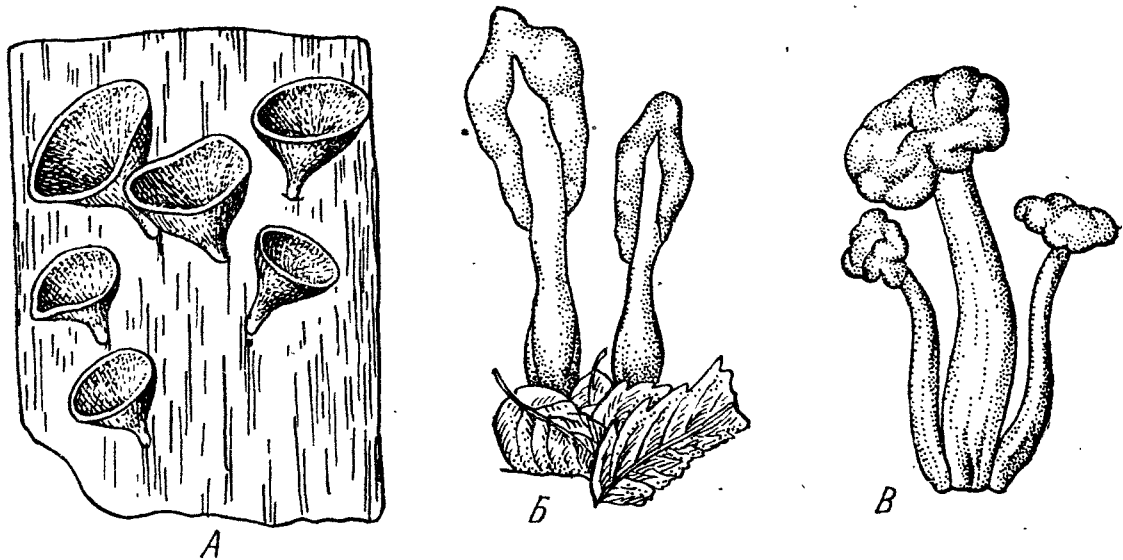


Рис. 260. Порядок Helotiales. Апотечии *Calycella* (A), *Spathularia* (Б) и *Cudonia* (B)

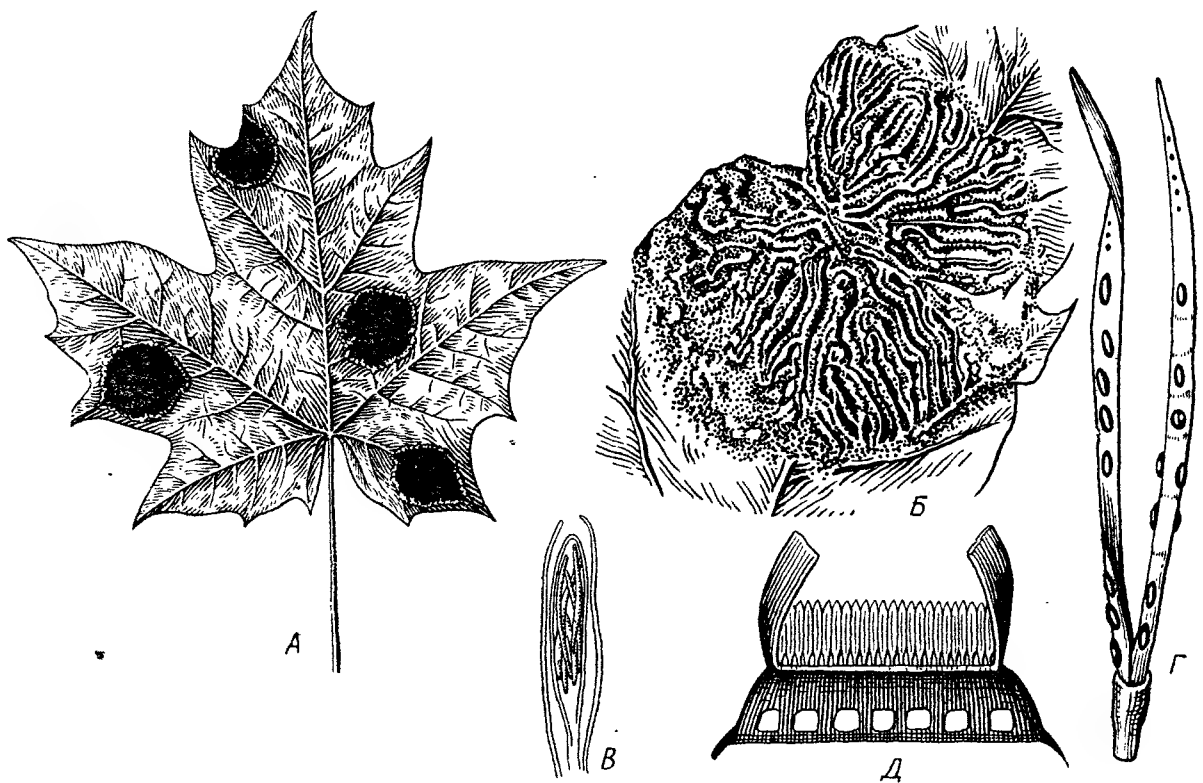


Рис. 261. Порядок Phacidiales. *Rhytisma acerinum*: A — пораженный лист клена; Б — апотечии в строге; В — сумка; *Lophodermium pinastri*: Г — апотечии на хвое сосны; Д — разрез апотечия

Широко распространенный вид этого порядка — ритисма кленовая — *Rhytisma acerinum*, вызывающий черную пятнистость листьев разных видов клена. На листьях клена образуются черные блестящие пятна, представляющие склероциальные стромы гриба. Развитие апо-

тецийев начинается в стромах после опадения листьев. К весне в каждой стромах появляется большое число радиально расположенных линейных, часто слегка извитых апотеций, раскрывающихся щелью (рис. 261, Б). Аскоспоры у этого гриба нитевидные, прямые или слегка изогнутые (рис. 261, В). Растения заражаются ими в конце весны.

Большое практическое значение имеют виды грибов из рода лофодермиум — *Lophodermium*. Лофодермиум сосновый — *L. pinastri* вызывает массовую гибель сеянцев сосны в лесных питомниках — болезнь шютте. Гриб поражает хвою сосны, вызывая ее опадение. Зараженная хвоя желтеет, летом на ней образуются продолговатые черные апотеции гриба, при созревании раскрывающиеся продольной щелью (рис. 261, Г, Д).

Порядок пецицевые — *Pezizales*

Для пецицевых характерны оперкулятные сумки, открывающиеся на вершине крышечкой (см. рис. 257). Плодовые тела пецицевых — апотеции типичного строения от очень мелких, не превышающих 1 мм в диаметре, до крупных, размером до 10 см. Реже образуются гелвеллоидные и моршеллоидные апотеции, несущие гимений на лопастной или складчатой шляпке, расположенной на стерильной ножке (см. рис. 264). Такие апотеции достигают в высоту 10—12 см, а иногда и более.

Апотеции имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна: от яркой, оранжевой или красной у одних представителей порядка до коричневой или черной у других.

В гимении пецицевых всегда присутствуют парафизы. Обычно по длине они равны сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафиз часто расширены и окрашены, у некоторых представителей порядка они ветвятся. Сумки некоторых пецицевых при созревании удлиняются и выступают над гимением.

Большинство пецицевых известно только в сумчатой стадии, у некоторых представителей этого порядка в цикле развития имеются конидиальные спороношения.

Пецицевые, как правило, сапротрофы, лишь немногие могут паразитировать на растениях. Среди представителей этого порядка есть гумусовые и подстилочные сапротрофы, лигнофилы. Широко представлены среди пецицевых также карбофилы и копрофилы. Для развития этих грибов обычно благоприятна повышенная влажность, поэтому многие из них развиваются весной, реже осенью.

Для рода пецица — *Peziza* характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции размером 1—5 см, бурого или коричневого цвета, снаружи гладкие или мучнистые. Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве (*P. badia*, *P. pustulata* и др.). Немногие из них лигнофилы, как, например, пецица фиолетово-черная (*P. violaceo-nigra*), развивающаяся на гнилой древесине и пнях лиственных деревьев. В этом роде есть также карбофилы и копрофилы.

Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные фиолетово-коричневые апотеции пецицы фио-

летовой (*P. violacea*). Другой распространенный вид этого рода — пецица коричневая (*P. badia*, рис. 262) — встречается с лета до осени на влажной почве в хвойных лесах, вдоль дорог, на опушках. Ее крупные каштаново-коричневые апотеции обычно собраны большими группами.

У видов другого рода пецицевых — алеврия — *Aleuria* — апотеции также типичной блюдцевидной формы, но имеют яркую красно-оранжевую окраску, обусловленную присутствием пигментов из группы каротиноидов. Крупные оранжевые апотеции алеврии оранжевой — *A. aurantia* достигают размеров — 5—6 см. Обычно они развиваются большими группами на сырой земле в смешанных и лиственных лесах,

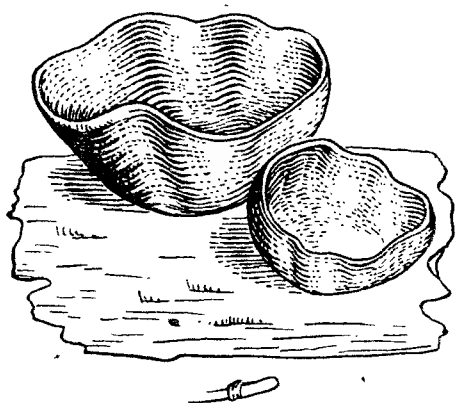


Рис. 262. *Peziza badia*. Апотеции

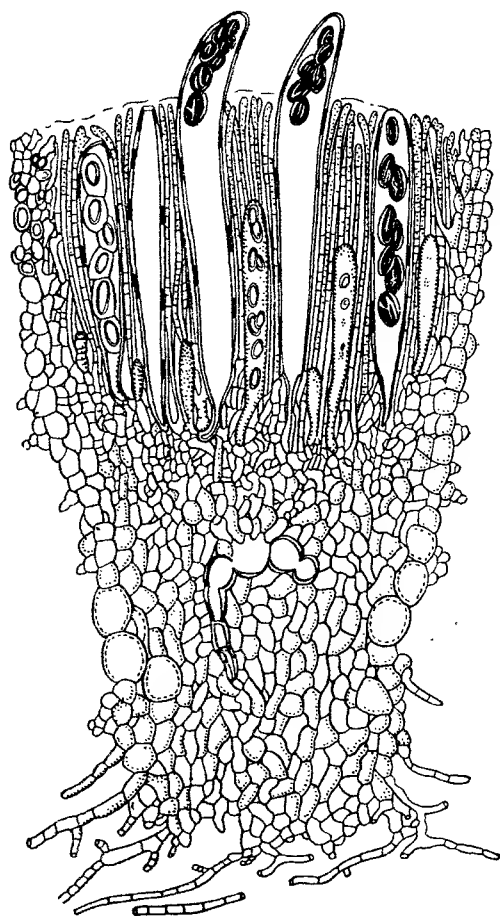


Рис. 263. *Ascobolus*. Разрез апотеция

на влажных лугах, в садах, нередко у дорог, обычно на местах, хорошо освещенных солнцем. Этот вид встречается с начала лета до осени.

Хорошо изученная и интересная в экологическом отношении группа пецицевых — семейство аскоболовых — *Ascobolaceae*. Для него характерны мелкие апотеции, обычно не более нескольких миллиметров в диаметре, с хорошо развитым субгимением. Зрелые сумки удлиняются и выступают над поверхностью гимения (рис. 263). Аскоспоры бесцветные или окрашенные, часто пурпурные.

Аскоболовые хорошо растут в культуре, образуя апотеции на питательных средах, поэтому их широко используют как объекты в генетических и биохимических исследованиях. Хорошо изучен цикл их развития.

Половой процесс у представителей этого семейства может происходить по-разному даже у видов одного рода. Одна из его форм хорошо

изучена у аскоболуса великолепного (*Ascobolus magnificus*). В культуре этого гриба — через четыре — шесть дней после совместного посева штаммов разных половых знаков на гифах образуются короткие веточки из одной-двух клеток. Через несколько часов они увеличиваются в длину. Одна из них, функционирующая как антеридий, расположена вертикально. Аскогон растет по направлению к антеридию и спирально закручивается вокруг него. Ядра из антеридия по трихогине переходят в аскогон и из него развиваются аскогенные гифы. Этот вид, как и многие другие аскоболовые, гетероталличен. Аскогоны и антеридии образуются только при совместном росте мицелиев разного знака. При этом на каждом из них формируются гаметангии обоих типов, но они самостерильны.

У другого гетероталлического вида из этого же рода — аскоболуса навозного (*A. stercorarius*) — происходит сперматизация. У этого гриба аскогон вырастает в виде вздутой изогнутой ветви мицелия с короткой трихогиной. На мицелии противоположного знака образуются цепочки артростор, которые могут функционировать как сперматии. Артросторы могут переноситься мухами или клещами. Рост трихогины осуществляется хемотропически по отношению к сперматиям, причем этот эффект наблюдается при расстоянии до 100 мкм между сперматием и кончиком трихогины. Если сперматий перемещать в поле зрения микроскопа, то трихогина меняет направление своего роста.

Большинство представителей семейства аскоболовых — копрофилы, занимающие особую экологическую нишу, часто недоступную для других организмов. Их плодовые тела образуются на экскрементах преимущественно травоядных животных, а выброшенные из них споры попадают на траву, которая поедается животными. Таким образом споры копрофилов попадают в кишечник животного, а оттуда на экскременты — субстрат, который под действием повышенной температуры и гидролитических ферментов в пищеварительном тракте животного подвергается частичной стерилизации. Сохранять жизнеспособность в таких условиях могут только споры немногих приспособленных к этому видов.

Копрофильные грибы, как правило, имеют приспособления, повышающие вероятность попадания их спор на растения. Это достигается тремя основными путями, свойственными видам из разных систематических групп: активным выбрасыванием спор на такие расстояния, что они могут попасть на траву без участия ветра; фототропическими реакциями репродуктивных органов; образованием на спорах слизистой оболочки, при помощи которой они приклеиваются к траве.

У аскоболовых можно наблюдать все эти приспособления, выраженные в разной мере у разных видов. У них обнаружена фототропическая реакция сумок, выбрасывающих аскоспоры в направлении источника света. Аскоспоры аскоболовых выбрасываются обычно на большое расстояние — до 25—60 см. Дальность полета спор достигается за счет их сравнительно крупных размеров. Аскоспоры небольшого размера склеиваются слизью в группы и выбрасываются как единое целое. В маленьких апотециях телеболуса карликового (*Thelebolus nanus*) образуется только одна сумка с 256 аскоспорами, которые отбрасываются в слизистом комке на расстояние до 7 см.

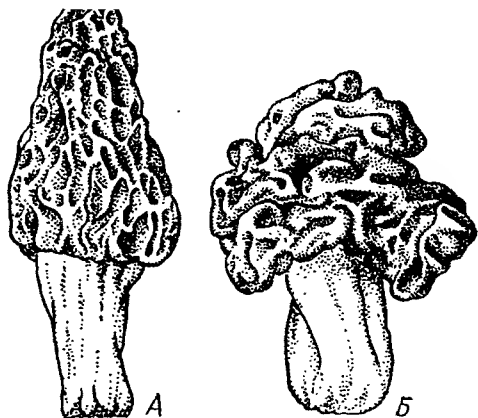


Рис. 264. Апотеции *Morchella* (А) и *Gyromitra* (Б)

Споры аскоболовых часто окружены слизью и легко приклеиваются к стеблям травы. Они хорошо переносят повышенные температуры, а прогревание при 50—70° С в течение 5—10 мин стимулирует их прорастание.

К пецицевым относится также группа дискомицетов с нетипичными, так называемыми моршеллоидными и гельвеллоидными апотециями, состоящими из стерильной ножки и складчатой или лопастной шляпки. К ней принадлежат, например, сморчки и строчки.

У видов рода сморчок (*Morchella*, рис. 264, А) апотеции крупные, не менее 6—10 см высотой, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка правильных очертаний: яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра складок остаются стерильными. Края шляпки срастаются с ножкой, внутри она полая.

В противоположность большинству крупных дискомицетов у сморчков не наблюдается «взрыва»; когда сразу много сумок в гимении, выстреливают споры. Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно и регулируется интенсивностью радиации.

Наиболее распространены два вида сморчков — сморчок съедобный — *M. esculenta* и сморчок конический — *M. conica*. У первого шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, по краю плотно срастающаяся с ножкой. Окраска шляпки от желто-бурой до бурой, ячейки округлые. Этот вид обильно развивается весной, с середины апреля до июня, особенно после теплых дождей. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями.

M. conica появляется с начала или середины апреля на только что прогретой земле в смешанных или хвойных лесах, на опушках и полянах. Шляпка удлинненно-коническая, полая, по краю приросшая к ножке, желто-бурая или коричнево-черно-бурая, иногда она бывает серовато-черных тонов. Ее поверхность ребристо-ячеистая, с вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Все сморчки съедобны. Особенно ценно то, что они появляются весной, когда нет других грибов.

Для рода строчок (*Gyromitra*) характерны крупные апотеции неправильных очертаний. Шляпка неправильно-яйцевидная или бесформенная, с неупорядоченной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, неправильной формы, часто бороздчатая, белая или светлая. Виды этого рода — сапротрофы на почве, обильно развивающиеся весной.

Наиболее распространенный вид этого рода — строчок обыкновенный (*G. esculenta*, рис. 264, Б), часто в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Иногда встречается до осени. Строчок обыкновенный считают условно съедобным грибом. При

его употреблении в пищу рекомендуется прокипятить собранные грибы, а воду слить. Однако недавно в аптециях строчков обнаружен токсин гиromитрин, не удаляющийся из них даже длительным кипячением. По характеру воздействия на организм гиromитрин напоминает токсин бледной поганки, хотя структурно от него отличается. Интересно отметить, что содержание этого токсина в строчках, по-видимому, зависит от условий развития или штамма гриба. В некоторых странах Европы известны случаи отравления этим грибом, в то время как в других странах строчки употребляют в пищу без каких бы то ни было последствий. У сморчков гиromитрин не обнаружен.

Порядок трюфелевые — Tuberales

К порядку относится около 100 видов, образующих подземные плодовые тела, в зрелом состоянии замкнутые. Плодовые тела трюфелевых имеют клубневидную форму, их размеры колеблются от 1 до 10 см, реже более крупные. Перидий плодового тела плотный, кожистый, его поверхность гладкая или покрыта бородавками разных размеров. Внутренняя ткань плодового тела на разрезе имеет мраморный рисунок из чередующихся светлых и темных полос. Их называют соответственно внутренними и наружными венами. Сумки трюфелевых располагаются в плодовых телах гимениальным слоем или гнездообразно. Освобождение аскоспор у этой группы всегда пассивное, после разрушения плодового тела или поедания его животным. Изучение развития плодовых тел трюфелевых показало, что они закладываются в виде блюдцевидных образований, на вогнутой складчатой поверхности которых формируются зачатки гимения. В дальнейшем такое плодовое тело, находясь в почве, не может расти вширь, на поверхности его гимения развива-

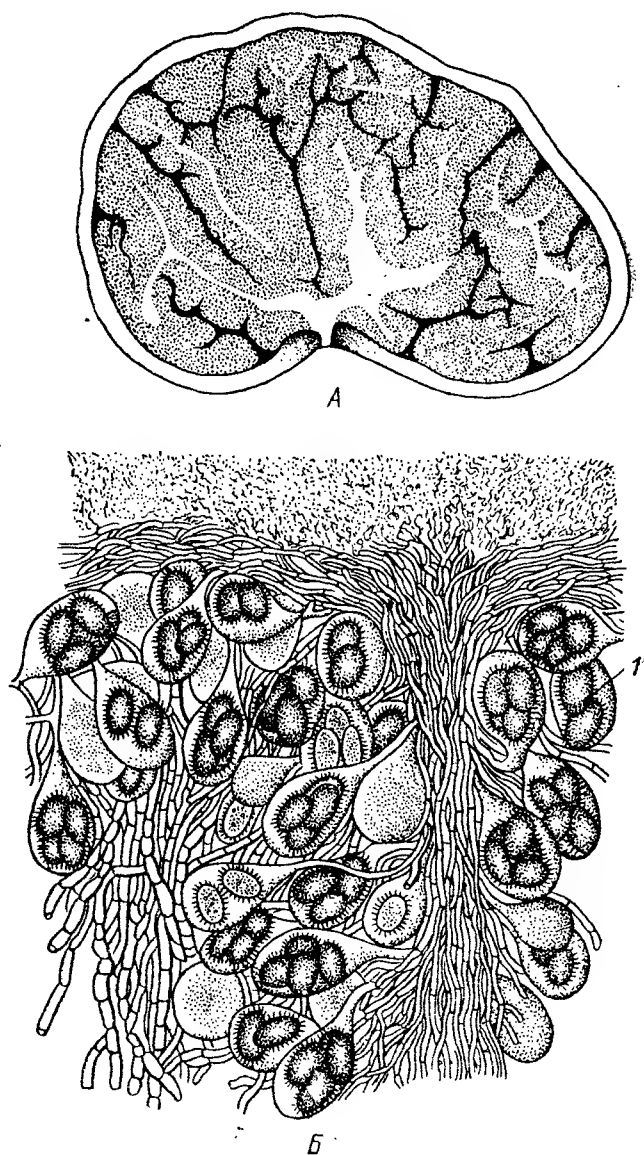


Рис. 265. *Choiromyces*. А — разрез плодового тела; Б — то же, при увеличении

ются многочисленные складки, а позднее оно замыкается. Складки превращаются во внутренние вены, а щели между ними — в наружные вены. Последние заполняются рыхлой тканью из переплетающихся парафиз. У основания парафиз позднее образуются сумки (рис. 265, Б). Таким образом, онтогенез замкнутых плодовых тел трюфельных указывает на их филогенетическую близость к дискомицетам.

Трюфельные — обязательные микоризообразователи. Наиболее ценный представитель этого порядка — черный французский трюфель — *Tuber melanosporum* формирует микоризу с дубом, буком и грабом. Этот вид распространен в Южной Франции. В некоторых районах нашей страны встречается другой вид этого рода — летний трюфель — *T. aestivum*, образующий микоризу с теми же деревьями, что и первый вид. Его плодовые тела довольно крупного размера, покрыты крупными бородавками черновато-бурого цвета. Мякоть плодового тела желтовато-белая, с многочисленными буроватыми и беловатыми плотными жилками. Гриб съедобен, но по качеству значительно уступает черному французскому трюфелю.

В центральных районах европейской части СССР встречается белый трюфель — *Choiromyces meandriiformis*. Его плодовые тела имеют неправильно-округлую форму и волокнистую желтоватую поверхность. Мякоть белая, с возрастом желтовато-бурая. Этот вид образует микоризу с березой, осинкой, орешником и некоторыми другими деревьями. Гриб съедобен.



ПОДКЛАСС ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЫ — LOCULOASCOMYCETIDAE

Локулоаскомицеты отличаются от эуаскомицетов тем, что их сумки образуются не в настоящих плодовых телах, а в аскостромах, развивающихся по асколокулярному типу. Сумки у этой группы формируются в ткани стромы в полостях — локулах, появляющихся в результате вытеснения ткани стромы разрастающимися сумками и ее частичного разрушения. В простейшем случае каждая сумка располагается в самостоятельной локуле и отделена от других сумок участком интераскулярной, или межсумочной, ткани. Однако чаще каждая локула содержит много сумок, а интераскулярная ткань полностью разрушается. У некоторых локулоаскомицетов она сохраняется между сумками в виде нитевидных структур — псевдопарафиз. Локулоаскомицеты отличаются от эуаскомицетов и по строению оболочки сумок. Сумки у этого подкласса обычно битуникатные, т. е. имеют двухслойную оболочку с жестким наружным и упругим внутренним слоями (см. рис. 235, Б). У представителей подкласса наблюдается тенденция к образованию аскоспор с перегородками.

Аскостромы у локулоаскомицетов развиваются по четырем основным типам, которые учитываются при делении подкласса на порядки.

1. Тип «эльсиное». В каждой локуле аскостромы только одна сумка.

2. Тип «псевдосферия». Аскострома содержит одну или несколько локул. Сумки образуются поодиночке в ткани, составляющей центр

аскостромы. Они разделены остатками интераскулярной ткани, из которых формируются псевдопарафизы. Иногда эти остатки в зрелости полностью разрушаются.

3. Тип «дотидея». Аскостромы содержат одну или несколько локул. Сумки развиваются компактной группой из базальной части стромы, в результате чего ткань центра аскостромы полностью разрушается.

4. Тип «плеоспора». Аскострома содержит одну или несколько локул. Сначала в них образуется масса вертикально расположенных гиф, отходящих от базальной части аскостромы, которые, достигнув верхней части локулы, срастаются с ней. Сумки вырастают в локулу между этими гифами.

Подкласс локулоаскомицеты включает пять порядков. Основные из них следующие.

Порядок *мириангиевые* — *Myriangiales*. Аскостромы развиваются по типу «эльсиное». Аскостромы подушковидные, локулы расположены беспорядочно или в один ряд. Каждая локула содержит только одну сумку.

Порядок *дотидейные* — *Dothideales*. Аскостромы развиваются по типу «псевдосферия» или «дотидея» и содержат одну или несколько локул.

Порядок *плеоспоровые* — *Pleosporales*. Аскостромы развиваются по типу «плеоспора» и содержат одну или несколько локул.

Порядок мириангиевые — *Myriangiales*

У представителей порядка аскостромы содержат большей частью беспорядочно разбросанные локулы, каждая из которых содержит по одной сумке. Развитие происходит по типу «эльсиное». Небольшая группа, объединяющая преимущественно тропические и субтропические виды, паразитирующие на растениях, насекомых и грибах.

Представителем порядка может служить род эльсиное — *Elsinoë*, виды которого паразитируют на растениях. Эльсиное венета — *E. veneta* — возбудитель антракноза малины — развивается на листьях и побегах, образуя на них характерные серые пятна с пурпурной каймой. В период вегетации растения-хозяина грибок размножается конидиями. Аскостромы формируются на некротических пятнах. Грибок зимует обычно в виде мицелия.

Порядок дотидейные — *Dothideales*

Аскостромы развиваются по типу «псевдосферия» или «дотидея». В них образуется одна или несколько локул, в которых сумки располагаются пучком или гимениальным слоем. Между сумками часто имеются псевдопарафизы — нитевидные остатки интераскулярной ткани.

В цикле развития дотидейных часто имеется конидиальная стадия. Некоторым из них свойственно явление плеоморфизма: образование различных конидиальных стадий у одного организма.

Многие представители порядка обитают сапротрофно на растительных остатках: отмерших стеблях и листьях, ветвях и т. д. Среди

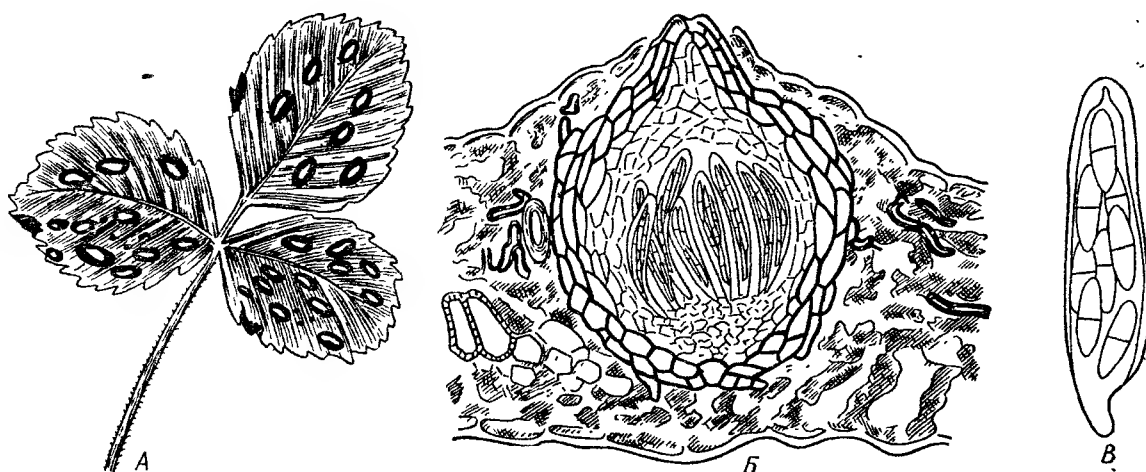


Рис. 266. *Mycosphaerella*. А — лист земляники, пораженный *M. fragariae*; Б — псевдотеций; В — сумка с аскоспорами

них есть и паразиты растений, например виды обширного рода микосферелла — *Mycosphaerella*. Темноокрашенные аскостромы у видов этого рода внешне напоминают перитеции. Такие аскостромы называют псевдотециями. Они развиваются под эпидермисом на пораженных частях растения-хозяина и служат для перезимовки гриба. В цикле развития микосферелл всегда имеются конидиальные стадии. У них образуются также микроконидии, выполняющие функции сперматиев. Сперматизация хорошо изучена у микосфереллы тюльпанного дерева — *M. tulipiferae*. У этого гриба сперматии формируются в пикнидах, из которых они выходят в слизистых шнурах. В зачаточной аскостроме закладываются типичные аскогоны с трихогиной. Сперматии переносятся на трихогину, и ядро одного из них переходит в аскогон. Из оплодотворенного аскогона развиваются аскогенные гифы, а на них сумки, врастающие пучком от основания аскостромы в ее центр. У некоторых видов *Mycosphaerella* аскогенные гифы не образуются, а сумки развиваются из массы многоядерных аскогенных клеток, находящихся в основании локулы.

Многие представители рода *Mycosphaerella* вызывают заболевания культурных растений, принося большой ущерб сельскому хозяйству. Среди них можно назвать микосфереллу земляники — *M. fragariae*, вызывающую белую пятнистость листьев земляники (рис. 266). На пораженных листьях появляются белые пятна, окруженные пурпурной каймой. Летом на них образуется конидиальная стадия гриба — рамулярия Тюляня — *Ramularia tulasnei*. Зимуют псевдотеции гриба.

Другой вид этого рода — микосферелла льна — *M. linorum* — вызывает серьезное заболевание льна, так называемое пасмо. На листьях пораженных растений возникают желтовато-зеленые, позднее бурые пятна. Листья скручиваются и опадают. Гриб поражает также стебли растений, на которых образуются бурые кольцевые пятна. На живых растениях в период вегетации развивается конидиальная стадия возбудителя — септория льна — *Septoria linorum*. Конидии образуются в

пикнидах. Инфекция сохраняется на растительных остатках и передается с семенами льна. Сумчатая стадия этого гриба в нашей стране пока не обнаружена.

Порядок плеоспоровые — Pleosporales

Аскостромы развиваются по типу «плеоспора». У многих представителей порядка они имеют форму псевдотециев, обычно шаровидные или слегка приплюснутые, черного цвета. У других образуются массивные аскостромы с частично обособленными, похожими на перитеции локулами. В локулах плеоспоровых длительно сохраняются псевдопарафизы. Аскоспоры с поперечными, а иногда с продольными перегородками.

К порядку плеоспоровые принадлежат многие широко распространенные сапротрофы на растительных остатках, например виды рода плеоспора — *Pleospora*, развивающиеся на отмерших частях травянистых растений (рис. 267, А), и виды рода кукурбитария — *Cucurbitaria*, образующие аскостромы на отмерших ветвях различных деревьев и кустарников. Часто встречается кукурбитария караганы — *C. caraganae*, аскостромы которой развиваются под перидермой на ветвях караганы. Они имеют вид многочисленных темных псевдотециев, соединенных основаниями со стромой (рис. 267, Б). Виды указанных родов и другие сапротрофные плеоспоровые принимают активное участие в минерализации растительных остатков.

Большое значение имеют плеоспоровые — паразиты высших растений. К этому порядку относятся такие важные роды, как вентурия *Venturia*, офиоболус — *Ophiobolus* и др.

К роду *Venturia* принадлежат широко распространенные возбудители парши яблони — вентурия неравная — *V. inaequalis* и парши груши — вентурия груши — *V. pirina*. Эти грибы поражают листья, побеги и плоды растений-хозяев (рис. 268, А). На пораженных органах растений образуются бархатистые оливковые пятна конидиального спороношения гриба (рис. 268, Б). В течение лета конидиальная стадия дает несколько поколений, вызывая массовое заражение растений. Псевдотеции (рис. 268, В) формируются на опавших листьях, аскоспоры в них созревают весной и вызывают первичное заражение растений. Парша причиняет большой вред — снижает урожай и ухудшает качество плодов.

Офиоболус злаковый — *Ophiobolus graminis* вызывает корневую гниль пшеницы и ячменя. У пораженных растений темнеют и загнивают корни, чернеет основание стеблей. Больные растения плохо кустятся, у них отмирают

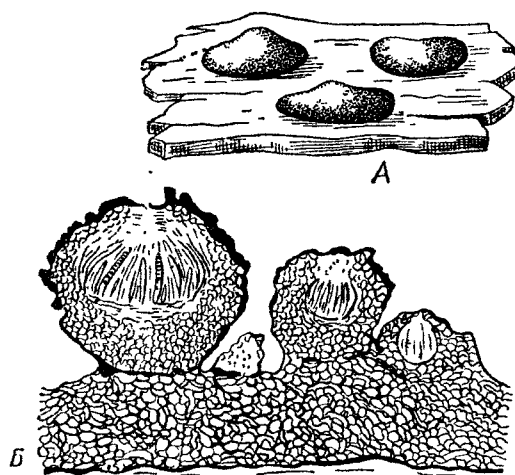


Рис. 267. Порядок Pleosporales. А — аскостромы *Pleospora* (внешний вид); Б — аскостромы *Cucurbitaria* (в разрезе)

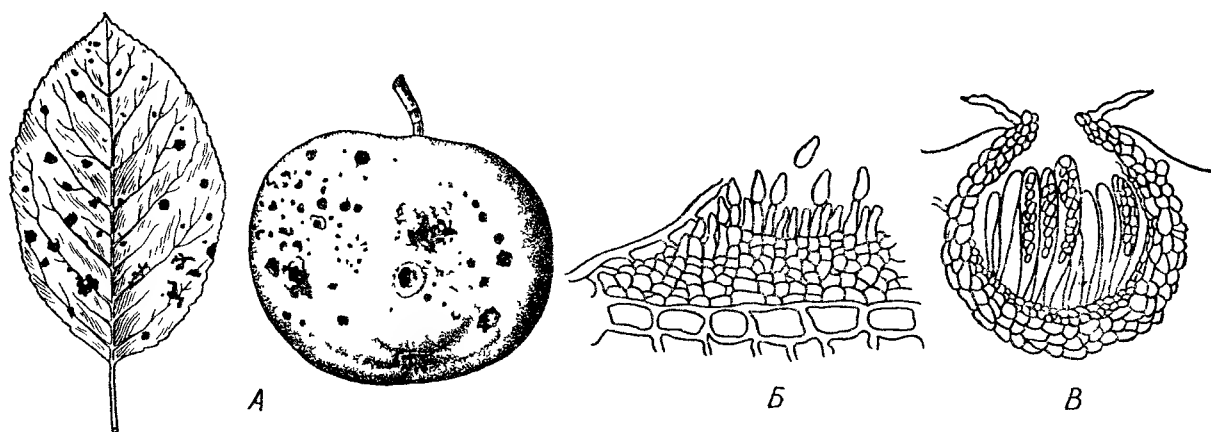


Рис. 268. *Venturia inaequalis*. А — пораженные плод и лист яблони; Б — конидиальное спороношение гриба; В — псевдогений

стебли. Зерно становится щуплым, а при сильном поражении растений не образуется вообще. Псевдотеции гриба развиваются на нижних частях и у основания стеблей. Гриб сохраняется на растительных остатках в почве, а также на многолетних дикорастущих злаках, например на пырее.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ АСКОМИЦЕТОВ

На происхождение аскомицетов уже около 100 лет существуют две взаимоисключающие точки зрения.

Согласно одной из них, предложенной Саксом в 1874 г., аскомицеты произошли от красных водорослей из класса Florideophyceae, а исходные группы этих грибов, наиболее близкие к красным водорослям, — порядки лабульбениевые, а также сферейные и пецицевые. Вторая гипотеза была выдвинута А. де Бари и О. Брефельдом в 80-х годах прошлого века. Она связывает аскомицеты с зигомицетами, а исходной для аскомицетов группой считает порядок эндомицетовые из подкласса гемиаскомицеты.

Доводы в пользу первой гипотезы основаны на сходстве в строении половых органов и характере полового процесса у красных водорослей и некоторых групп аскомицетов. Это прежде всего сходство в строении карпогона красных водорослей и аскогона аскомицетов, имеющих трихогину, и оплодотворение при помощи спермациев — неподвижных клеток, эндогенно образующихся в антеридии. Другие доводы, например предположение о гомологии аскогенных гиф аскомицетов и ообластемных нитей красных водорослей, вызывали существенные возражения. Наиболее уязвимое положение этой гипотезы — представление о том, что исходными для аскомицетов являются такие высокоорганизованные формы, как представители порядков лабульбениевые, сферейные и пецицевые. В связи с этим все остальные, более просто организованные аскомицеты можно рассматривать только как вторично упрощенные формы, а эволюцию огромного класса грибов, включающего около 30 000 видов, считать идущей по пути морфологического упрощения.

Более того, как переходная группа между красными водорослями и аскомицетами рассматриваются лабульбениевые — высокоспециализированные паразиты, т. е. в этом случае эволюция должна была бы идти от более специализированных форм к менее специализированным.

Вторая гипотеза основывается на сходстве полового процесса и спороношения у низших аскомицетов и зигомицетов (см. с. 320). Гемиаскомицеты — виды рода *Dipodascus* — рассматриваются как переходная группа, объединяющая примитивные признаки зигомицетов с признаками, типичными для аскомицетов, например прорастание зиготы без периода покоя и формирование аскоспор по способу свободного образования клеток. Поскольку в основу эволюционного ряда аскомицетов помещены наиболее примитивные гемиаскомицеты, вся группа аскомицетов может рассматриваться в виде постепенно усложняющихся рядов форм. Кроме того, согласно этой гипотезе, исходными для аскомицетов, являются сапротрофные формы, т. е. эволюция идет в направлении от менее специализированных форм к более специализированным.

Гипотеза А. де Бари и О. Брефельда получила широкое распространение среди микологов. Ее поддерживали Э. Гойман, Л. И. Курсанов, П. Эйм, Г. У. Мартин, Д. К. Зеров и многие другие.

Расширение биохимических исследований грибов за последние годы позволило получить данные, послужившие основанием для пересмотра этой гипотезы. Было установлено, что по некоторым биохимическим признакам, например по составу полисахаридов клеточной стенки, у аскомицетов существует значительно большее сходство с хитридиомицетами, чем с зигомицетами. Поэтому Д. Б. О. Сэйвил и С. Бартники-Гарсия высказали предположение, что предками аскомицетов являются хитридиомицеты, а зигомицеты представляют боковую уклоняющуюся ветвь эволюции.

Однако в последние годы наблюдается возрождение гипотезы Сакса. Одной из причин этого было открытие Я. Кольмейером новой группы морских аскомицетов — порядка спатулоспоровые — *Spathulosporales*, паразитирующих на красных водорослях и имеющих большое сходство с паразитическими представителями *Florideophyceae*. Эта группа рассматривается как возможное связующее звено между красными водорослями и аскомицетами. Другой сторонник этой гипотезы, В. Демулен, считает, что сходство биохимических признаков у аскомицетов и хитридиомицетов может быть связано с биохимической конвергентной адаптацией к гетеротрофному питанию.

Интересная гипотеза высказана в 1975 г. М. Шадфо. Он предполагает, что аскомицеты произошли не от красных водорослей, а от общего с ними предка и в дальнейшем претерпели параллельную эволюцию. Наличие такого предка, с одной стороны, легко объясняет существование общих черт у красных водорослей и аскомицетов, а с другой — позволяет представить эволюцию аскомицетов в виде последовательно усложняющегося ряда форм.

Таким образом, взгляд на происхождение аскомицетов от той или иной группы организмов существенно отражается на представлениях об эволюции форм в пределах самого класса аскомицетов. Однако

среди микологов преобладает точка зрения, что эволюция аскомицетов шла в направлении усложнения их организации, совершенствования конидиальных и особенно сумчатых спороношений в направлении увеличения числа и эффективности распространения аскоспор.

В подклассе гемиаскомицеты хорошо прослеживается переход от примитивных диподасковых с нефиксированным строго числом аскоспор в сумке к более эволюционно продвинутому эндомицетовому, у которых число аскоспор в сумке строго фиксировано. У представителей семейства эндомицетовых можно обнаружить две тенденции, представляющие интерес с точки зрения эволюции группы. С одной стороны, у таких родов, как *Endomycopsis* и *Endomyces*, наблюдается распад мицелия на почкующиеся клетки или артроспоры, что указывает на возможное происхождение дрожжей от этой группы. С другой стороны, у таких эндомицетовых, как мириогониум одонтии — *Myriogonium odontiae*, сумки образуются из зиготы по способу крючка. Возможно, подобные этому виду эндомицетовые были предками современных эуаскомицетов. В свою очередь предки эвроциевых и других современных плектомицетов могут рассматриваться как исходные группы, от которых происходят пиреномицеты и дискомицеты, а также локулоаскомицеты. На это указывает усложнение плодовых тел у современных плектомицетов. Так, у некоторых эвроциевых наблюдается упорядоченное расположение сумок в клейстотеции (например, у ряда видов из рода тиелавия — *Thielavia*), а также случаи асколокулярного развития клейстотециев.

Что касается пиреномицетов, эта группа рассматривается сейчас большинством микологов как гетерогенная по происхождению, связи между ее отдельными порядками остаются неясными. Среди дискомицетов исходной группой считают порядок гелоциевые, из которого выводят порядок пецицевые с более совершенным опрекулятным апикальным аппаратом сумок. С последними по происхождению связаны трюфелевые.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ — BASIDIOMYCETES

Базидиомицеты — высшие грибы с многоклеточным мицелием. Класс объединяет около 30 тыс. видов. Половое спороношение — базидиоспоры — экзогенные споры, сидящие на особых выростах мицелия — базидиях. Такая базидия закладывается из двухъядерных клеток. Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: «+» и «—» (рис. 269). При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растения-хозяина. У некоторых базидиальных грибов, например

среди микологов преобладает точка зрения, что эволюция аскомицетов шла в направлении усложнения их организации, совершенствования конидиальных и особенно сумчатых спороношений в направлении увеличения числа и эффективности распространения аскоспор.

В подклассе гемиаскомицеты хорошо прослеживается переход от примитивных диподасковых с нефиксированным строго числом аскоспор в сумке к более эволюционно продвинутому эндомицетовому, у которых число аскоспор в сумке строго фиксировано. У представителей семейства эндомицетовых можно обнаружить две тенденции, представляющие интерес с точки зрения эволюции группы. С одной стороны, у таких родов, как *Endomycopsis* и *Endomyces*, наблюдается распад мицелия на почкующиеся клетки или артроспоры, что указывает на возможное происхождение дрожжей от этой группы. С другой стороны, у таких эндомицетовых, как мириогониум одонтии — *Myriogonium odontiae*, сумки образуются из зиготы по способу крючка. Возможно, подобные этому виду эндомицетовые были предками современных эуаскомицетов. В свою очередь предки эвроциевых и других современных плектомицетов могут рассматриваться как исходные группы, от которых происходят пиреномицеты и дискомицеты, а также локулоаскомицеты. На это указывает усложнение плодовых тел у современных плектомицетов. Так, у некоторых эвроциевых наблюдается упорядоченное расположение сумок в клейстотеции (например, у ряда видов из рода тиелавия — *Thielavia*), а также случаи асколокулярного развития клейстотециев.

Что касается пиреномицетов, эта группа рассматривается сейчас большинством микологов как гетерогенная по происхождению, связи между ее отдельными порядками остаются неясными. Среди дискомицетов исходной группой считают порядок гелоциевые, из которого выводят порядок пецицевые с более совершенным опрекулятным апикальным аппаратом сумок. С последними по происхождению связаны трюфелевые.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ — BASIDIOMYCETES

Базидиомицеты — высшие грибы с многоклеточным мицелием. Класс объединяет около 30 тыс. видов. Половое спороношение — базидиоспоры — экзогенные споры, сидящие на особых выростах мицелия — базидиях. Такая базидия закладывается из двухъядерных клеток. Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: «+» и «—» (рис. 269). При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растения-хозяина. У некоторых базидиальных грибов, например

у трутовиков, растущих на деревьях, или у шляпочных грибов — почвенных или подстилочных сапротрофов, у микоризных грибов мицелий многолетних.

На концах дикариотичных гиф из двухъядерных клеток образуются базидии. По своему развитию базидии напоминают сумку и гомологичны ей. В базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона, редуционно делится диплоидное ядро. На базидии формируются две — четыре базидиоспоры, куда и переходят гаплоидные ядра из базидии. У большинства видов базидиальных грибов дикариотичный мицелий имеет *п р я ж к и* — особые клеточки, находящиеся у поперечной перегородки клеток мицелия. Пряжка гомологична крючку аскогенной гифы и выполняет ту же функцию: восстанавливает двухъядерность клетки, от которой отделилась материнская клетка базидии. Базидия образуется следующим образом. У перегородки, отделяющей апикальную клетку дикариотичной гифы, начинает формироваться пряжка в виде небольшого бокового выроста (рис. 270, А — Б). Вскоре после этого одновременно делится пара ядер дикариона, причем оси деления лежат на одном уровне и вдоль клетки (рис. 270, В). В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится, и одна пара несестринских ядер остается в верхней материнской клетке базидии. В дальнейшем эти ядра сливаются и диплоидное ядро редуционно делится. Сама клетка обычно вытягивается, образуя базидию. На ее вершине формируются выросты — стеригмы, которые, вздуваясь на конце, развиваются в базидиоспоры (рис. 270, Ж — К). В каж-

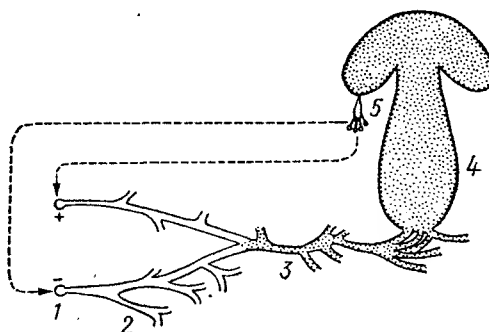


Рис. 269. Цикл развития шляпочного гриба:

1 — базидиоспоры, 2 — гаплоидный мицелий, 3 — дикариотичный мицелий, 4 — плодовое тело из дикариотичного мицелия, 5 — базидия с базидиоспорами

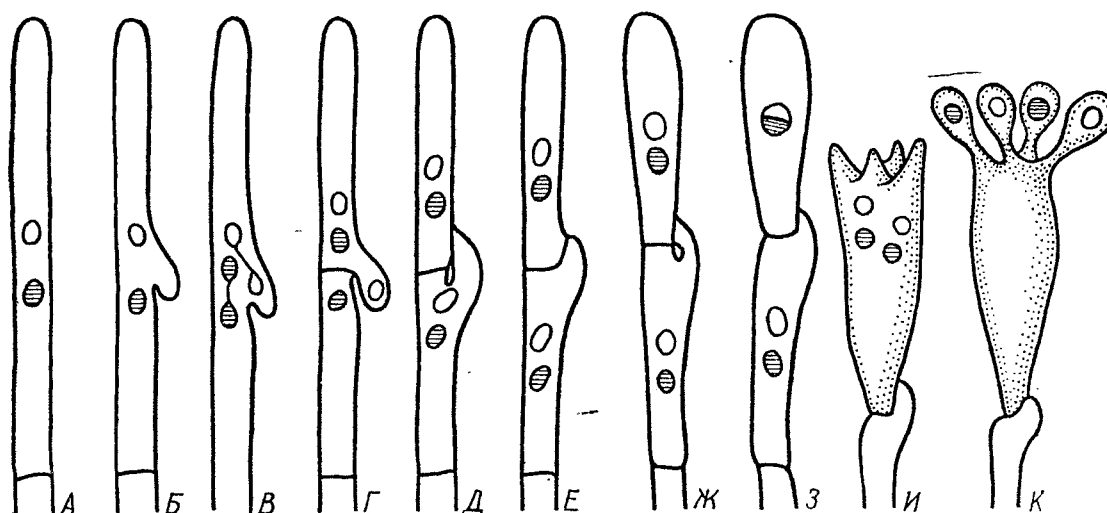


Рис. 270. Схема развития базидии и базидиоспоры (объяснение буквенных обозначений в тексте)

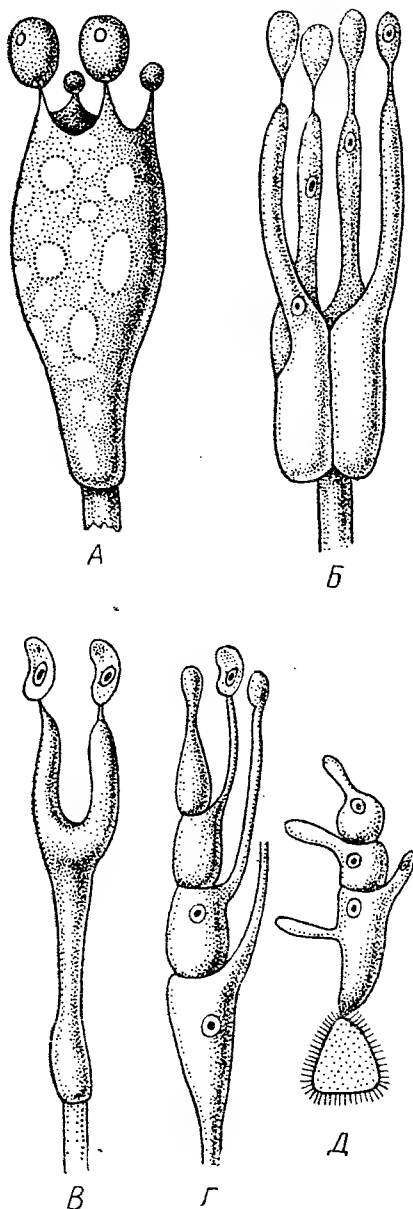


Рис. 271. Типы базидий. А — холобазидия; Б, В, Г — гетеробазидии; Д — телиобазидия или фрагмобазидия

сложная базидия называется гетеробазидией (рис. 271, Б, В и Г). Третий тип базидии — базидия, разделенная поперечными перегородками на четыре клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры — фрагмобазидия. Особенность фрагмобазидии состоит в том, что она обычно образуется из толстостенной покоящейся клетки телиоспоры и ее еще называют телиобазидией (рис. 271, Д). Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на мицелии. Но у большинства базидиомицетов они образуются на плодовых телах, сложенных из дикариотического мицелия или внутри них.

дую базидиоспору через узкий просвет стеригмы протискивается по одному ядру. При созревании базидиоспоры отбрасываются со стеригмы на небольшое расстояние. Из оставшейся пары ядер одно остается в нижней клетке-ножке, а второе попадает в боковой вырост — пряжку, еще не отделенную перегородкой от материнской клетки базидии (рис. 270, Г). В дальнейшем пряжка отделяется перегородкой от материнской клетки базидии, и вершина ее, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке. Между ними образуется отверстие, через которое ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, восстанавливая ее двухъядерность (рис. 270, Д — Ж). Благодаря этому клетка-ножка способна к дальнейшему функционированию: она может развивать дикариотичный мицелий и новые базидии, как описано выше.

По строению базидии значительно различаются и бывают трех типов. Базидия может быть одноклеточной цилиндрической или булавовидной — холобазидия (от греч. «holos» — целый) (рис. 271, А). При этом базидиоспоры чаще располагаются на одном уровне — акроспоровый тип базидии. Этот тип характерен для всех базидиальных грибов с активным отбрасыванием базидиоспор. Виды, у которых базидии развиваются внутри плодового тела и в связи с этим отсутствует активное отбрасывание базидиоспор, имеют базидии овальные или неправильной формы и базидиоспоры располагаются на них без особого порядка и часто даже на боковых сторонах — плевроспоровый тип базидии.

Базидия может состоять из двух частей: нижней расширенной — гипобазидии и верхней — эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии. Эпибазидия часто состоит из двух или четырех частей и у части видов отделена от гипобазидии перегородкой. Такая

цветных, бледно-желтых и розовых до темно-фиолетовых и черных).

Конидиальные спороношения у базидиальных грибов встречаются относительно редко. Они могут развиваться и на гаплоидном и на диплоидном мицелиях, но не достигают того обилия и разнообразия, которое характерно для аскомицетов.

Таким образом, основные отличия базидиомицетов от аскомицетов следующие:

1. У аскомицетов половое спороношение (аскоспоры) образуется эндогенно в сумке (аске), у базидиомицетов половое спороношение (базидиоспоры) — экзогенно на базидии.

2. У аскомицетов, хотя бы у части видов, имеются половые органы или образования, их заменяющие; у базидиомицетов половые органы отсутствуют, половой процесс очень упрощен и представлен соматогамией — слиянием двух вегетативных клеток мицелия.

3. У аскомицетов в цикле развития преобладает гаплоидная стадия; дикариотичная и диплоидная стадии короткие: первая представлена аскогенными гифами, вторая — молодой сумкой. У базидиомицетов большую часть цикла развития занимает дикариотичная стадия. Диплоидна молодая базидия, гаплоидны базидиоспоры и первичный мицелий, вырастающий из них. Иногда гаплоидная стадия сокращена до базидиоспор (некоторые головневые грибы).

4. Плодовые тела аскомицетов состоят из гаплоидного мицелия, и только заключенные в них аскогенные гифы дикариотичны. Плодовые тела базидиомицетов полностью сложены из дикариотичных гиф.

По типу развития и строения базидии базидиомицеты подразделяют на три подкласса:

1. Подкласс холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetidae*, или *Autobasidiomycetidae*) с неразделенной одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией, развивающейся непосредственно из производящей ее и затем разрастающейся клетки.

2. Подкласс гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*) со сложной базидией, состоящей из эпи- и гипобазидий. Здесь материнская клетка обычно не разрастается, а дает вырост, куда переходят гаплоидные ядра, а затем вырост может делиться перегородками.

3. Подкласс телиобазидиомицеты (*Teliobasidiomycetidae*). Базидия (чаще разделенная перегородками фрагмобазидия) развивается из толстостенной покоящейся клетки — телиоспоры, которая рассматривается как предшественник базидии — пробазидия.

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — HOLOBASIDIOMYCETIDAE, AUTOBASIDIOMYCETIDAE

Подкласс холобазидиомицеты объединяет грибы с неразделенной одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией. В настоящее время наиболее естественна следующая классификация, основанная на расположении базидий. Подкласс включает порядок экзобазидиальные (*Exobasidiales*) — базидии формируются непосредственно на мицелии; группу порядков гименомицеты (*Hymenomycetiidae*) — базидии соединены в тесный палисадный слой — гимений, расположенный на

Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов преобладает дикариотичная фаза (см. рис. 269). Гаплоидная фаза короткая: это базидиоспоры и мицелий, выросший из них и существующий небольшой период. Плодовые тела базидиомицетов различны по форме и консистенции. Они бывают паутинистыми, рыхлыми, плотно-войлочными, кожистыми, имеют форму пленок, корочек, могут быть копытообразными или состоять из шляпки и ножки. Спороносный слой плодового тела — гимений — у более примитивных видов располагается на верхней, а у более высокоорганизованных видов — на нижней стороне плодового тела. Гимений базидиальных грибов состоит из базидий с базидиоспорами, базидиол (молодые или недоразвитые базидии) и стерильных клеток — парафиз, отделяющих базидии друг от друга и предохраняющих базидиоспоры от слипания. У некоторых видов в гимении имеются цистиды — крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем. Они защищают гимениальный слой и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит систематическим признаком (рис. 272). В гимении могут присутствовать щетинки.

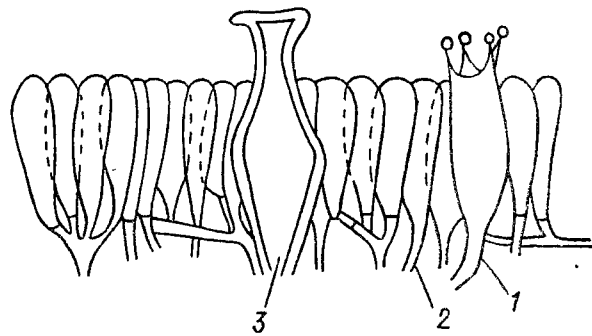


Рис. 272. Гимений базидиального гриба:

1 — базидия с базидиоспорами, 2 — парафиза, 3 — цистида

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется гименофором. У низших представителей он гладкий, у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, трубочек, пластинок. Общая эволюция плодовых тел базидиомицетов шла по пути расширения общей поверхности гименофора за счет возникновения на нем различных шипов, складок и т. д., что обеспечивало увеличение числа базидиоспор, а также по пути перемещения гименофора с гимением на нижнюю сторону плодового тела, что способствовало предохранению базидий с базидиоспорами от механических повреждений, попадания избытка влаги и т. д. Такое строение и расположение гимения связано с рассеиванием базидиоспор путем активного отбрасывания. В основе его, как и в случае выбрасывания аскоспор из сумки, лежит процесс, основанный на гидролизе гликогена, в результате чего в созревающей базидии повышается тургорное давление. Однако это давление передается базидиоспоре через очень узкий канал стеригмы, в результате чего базидиоспора получает незначительный по силе толчок и отбрасывается всего на несколько десятых миллиметра (аскоспора из сумки отбрасывается на 10 см и более).

В закрытых плодовых телах правильный гимений часто не образуется, а базидии имеют разнообразную форму и разное расположение спор. Это связано с тем, что здесь нет активного отбрасывания спор и они освобождаются в результате разрушения общей оболочки плодового тела и гимения. Гименофор базидиальных грибов может быть различно окрашен, что зависит в основном от цвета зрелых базидиоспор (от бес-

поверхности плодовых тел; группу порядков гастеромицеты (*Gasteromycetidae*) — базидии находятся внутри плодовых тел до полного их созревания.

Порядок экзобазидиальные — *Exobasidiales*

Все виды этой небольшой группы грибов, насчитывающей около 20 видов, — паразиты цветковых растений. У них нет плодовых тел и их базидии находятся на мицелии, образуя рыхлый несомкнутый слой, напоминающий гимений. У ряда видов базидии располагаются отдельными пучками.

Экзобазидиальные грибы паразитируют главным образом на видах семейств вересковые (*Ericaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*), чайные (*Theaceae*) и некоторых других преимущественно тропических семейств.

Основной род экзобазидиум — *Exobasidium* был описан русским микологом М. С. Ворониным в 1876 г., ему же принадлежат первые классические исследования этих грибов. Грибы эти поражают растения, часто вызывая разнообразные опухоли, гипертрофию тканей, большей частью окрашивающихся в красный или розовый цвета.

Широко распространен вид экзобазидиум брусничный — *E. vaccinii*, паразитирующий главным образом на бруснике, голубике и других видах рода *Vaccinium*, а также встречающийся на представителях родов рододендрон — *Rhododendron*, багульник — *Ledum* и некоторых других.

На молодых ветвях, листьях и цветках гриб вызывает характерные опухоли (гипертрофию тканей) белого, розового или иногда красного цвета. Нижние стороны поврежденных частей растения покрыты белым налетом (рис. 273).

На поперечном разрезе в ткани пораженных мест хорошо виден мицелий гриба, сложенный обычно из двухъядерных клеток (дикариотических) без характерных для дикариотического мицелия пряжек. Межклетники растения-хозяина заполняются рыхлыми сплетениями этого мицелия. На этом сплетении под кутикулой, впоследствии прорывающейся, закладываются многочисленные параллельно расположенные базидии. При развитии базидии два ее ядра сливаются и диплоидное ядро мейотически делится. На базидиях формируются

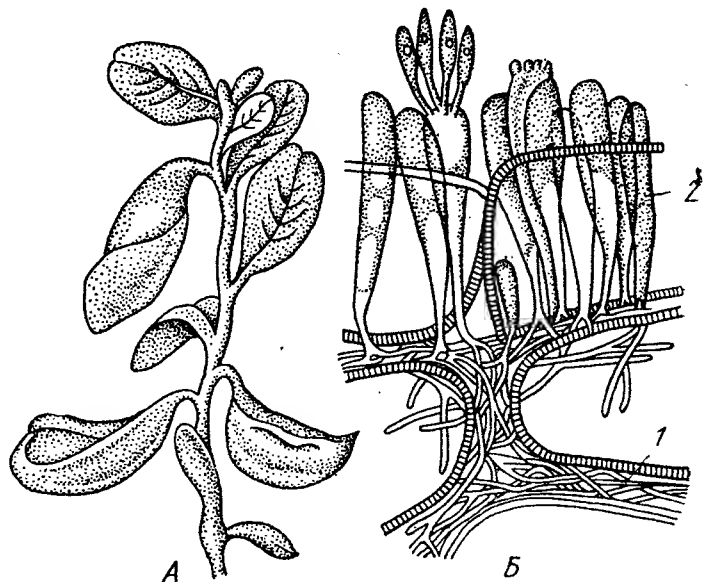


Рис. 273. *Exobasidium vaccinii*. А — внешний вид пораженного растения; Б — разрез пораженного растения:

1 — гифы гриба в тканях растения, 2 — несомкнутый слой базидий с базидиоспорами

две — шесть, но чаще четыре тонкие веретеновидные базидиоспоры (рис. 273). Они и образуют беловатый налет на пораженных органах растений. Попадая в каплю воды, базидиоспоры делятся на три — пять клеток. Конечные клетки споры (иногда каждая клетка) прорастают в тонкую гифу, на конце отшнуровывающую мелкие конидии, которые в свою очередь также отпочковывают конидии (бластоспоры). Попадая на листья растения-хозяина, базидиоспоры или конидии прорастают в гифу, которая проникает через устьица в растение и там в межклетниках образует мицелий. Место, где происходит формирование дикариотичного мицелия, затем разрастающегося в тканях растения-хозяина, неизвестно. Для *E. japonicum*, паразитирующего на видах рода азалия, установлено, что его мицелий гомоталлический и, следовательно, дикарионы в многоядерных клетках моноспорового мицелия могут образоваться при объединении (ассоциации) отдельных ядер в пары. Через четыре-пять дней после заражения на листьях растений появляются хлоротичные желтоватые пятна, а еще через неделю кустики брусники приобретают типичную картину поражения. К этому времени формируются базидии с базидиоспорами. Полный цикл развития гриба занимает около двух недель.

В Северной Америке этот вид имеет практическое значение, так как паразитирует на клюкве крупноплодной. На чернике паразитирует другой вид — *E. myrtilli*, имеющий сходные симптомы поражения, но отличающийся по размерам спор и некоторым физиологическим признакам. *E. burtii*, обитающий на листьях многих видов рододендронов, вызывает на их верхней стороне появление округлых бледных пятен, а на нижней стороне — беловатый налет из базидий с базидиоспорами. Паразит встречается у нас на Кавказе и на Дальнем Востоке. Из видов, имеющих практическое значение, необходимо отметить *E. vexans* — экзобазидиум чая, приносящий большой вред чайному кусту в Индии. При поражении на листьях чая появляются округлые белые пятна 5—15 см в диаметре. В СССР он не встречается и является объектом карантина.

В настоящее время к экзобазидиальным грибам относят четыре рода, объединяемых в одно семейство *Exobasidiaceae*. Эти грибы распространены по всему земному шару, причем большая их часть приурочена к тропическим и субтропическим областям. В Мурманской области встречается арктикомицес Варминга — *Arcticomycetes warmingii*, паразитирующий на камнеломке. От рода *Exobasidium*, у которого базидии развиваются прямо от межклеточных гиф, род *Arcticomycetes* отличается тем, что у него в межклетниках в результате тесного сплетения мицелия формируются стромы и уже на них развиваются базидии, выступая пучками через устьица или между клетками эпидермиса. Появление такой стромы можно рассматривать как этап формирования примитивных плодовых тел. У тропического рода *Kordyana* базидии закладываются в дыхательной полости пораженного листа и высвываются небольшими пучками через устьица вместе с перепутанными стерильными гифами.

Филогенез этой группы не ясен. Экзобазидиальные грибы рассматривают как боковую ветвь развития сапротрофных примитивных гиме-

номицетов. Их связывают с низшими представителями семейства кортициевые Corticiaceae из порядка Aphyllophorales, плодовые тела которых часто представляют рыхлое сплетение мицелия, на котором располагается гимений. В настоящее время эти грибы можно считать самостоятельной группой, давно выделившейся из примитивных сапротрофных холобазидиальных грибов и приспособившейся к паразитному образу жизни.

ГИМЕНОМИЦЕТЫ — HYMENOMYCETIDAE

Группа гименомицеты — самая большая по числу видов среди базидиальных грибов (более 12 тыс. видов) и наиболее известная. То, что обычно называют грибами, в большинстве случаев — плодовые тела гименомицетов, вегетативная часть которых — грибница — находится в субстрате (почве, древесине и т. д.).

Базидии соединены в тесный палисадный слой — гимений, расположенный на поверхности плодовых тел. Гимений гименомицетов состоит из цилиндрических или слегка булабовидных базидий со стеригмами и базидиоспорами, базидиол (молодых или недоразвившихся базидий), парафиз — стерильных двудерных клеток, похожих на базидии, но не образующих стеригм, и базидиоспор. Парафизы придают упругость всему гимению и отделяют базидии друг от друга, предохраняя от слипания сидящие на них базидиоспоры. Кроме них в гимении многих гименомицетов присутствуют цистиды — крупные клетки определенной, специфичной для каждого вида формы, возвышающиеся над гимением и играющие защитную роль. Они предохраняют гимений от соприкосновения с другими поверхностями (см. рис. 272). В гимении некоторых гименомицетов имеются щетинки, также выполняющие защитную функцию.

Поверхность плодовых тел, несущая гимений, называется гименофором. Гименофор очень разнообразен. Он может быть гладкий (семейство телефоровые — Thelephoraceae и рогатиковые — Clavariaceae) или с различными выростами в виде зубцов или шипов — шиповатый (семейство ежевиковые — Hydniaceae), в виде складок на поверхности распростертого плодового тела — складчатый (семейство кониофоровые, или домовые, грибы — Coniophoraceae) или трубочек, внутренняя поверхность которых выстлана гимением, — трубчатый гименофор (семейство трутовиковые, или пориевые — Poriaceae (см. рис. 281)). Близок к трубчатому лабиринтообразный гименофор у широко распространенной дубовой губки — *Daedalea quercina*, растущей на мертвой древесине широколиственных пород (рис. 287). Перечисленные семейства относятся к порядку афиллофоровые, или непластинчатые (Aphyllophorales). Часто встречается у гименомицетов пластинчатый гименофор, имеющий вид конусообразных пластинок, обычно расположенных на нижней стороне плодового тела, состоящего из шляпки и ножки, например у видов порядка агариковые, или пластинчатые, — Agaricales (см. рис. 290). Здесь хорошо прослеживается важная роль гименофора как поверхности, несущей базидиоспоры, обеспечивающие размножение вида. Выросты на поверхности гименофора в виде скла-

док, шипов, трубочек, пластинок значительно увеличивают его поверхность и тем самым число базидий и базидиоспор на них.

Гименофор с гимением на плодовых телах и определяет группу гименомицетов.

Плодовые тела гименомицетов очень разнообразны по форме, величине, консистенции и окраске. Они имеют вид буроватых или желтовато-охряных корочек, распростертых по субстрату (чаще на валежнике), — ресупинатные плодовые тела. Другой тип — прямостоячее булавовидное или коралловидно-разветвленное плодовое тело снежно-белой, желтой или оранжевой окраски, хрящеватой консистенции, растущее на почве или свисающее с гниющих стволов деревьев. Часто встречаются плодовые тела копытообразной формы, деревянистой или кожистой консистенции, обычно располагающиеся на стволах деревьев одиночно или черепицеобразно друг над другом. Очень большое количество видов гименомицетов имеют плодовые тела мяскомясистой консистенции, состоящие из шляпки и ножки.

Гименофор с гимением на плодовом теле гименомицетов размещается по-разному. У ряда видов гименофоров с гимением открыто лежит на всей или верхней поверхности плодового тела и в этом случае плохо защищен от внешних воздействий. Эволюция в пределах этой группы шла от плодовых тел в виде корочек, распростертых по субстрату, с гладким гименофором и гимением на верхней его стороне к наиболее совершенно устроенным плодовым телам, где ножка выносит шляпку над субстратом и гименофор с гимением формируется на нижней стороне шляпки, что дает преимущества для защиты спор и их распространения. В последнем случае отброшенная от базидии базидиоспора при ее падении на землю подхватывается конвекционными токами воздуха, затем ветром и переносится на значительные расстояния. Грибы, имеющие плодовые тела из шляпки и ножки, называются шляпочными и в основном относятся к порядку агариковые (*Agaricales*). Такие же плодовые тела встречаются и среди трутовиковых грибов (семейство *Porziaceae*), и среди ежевиковых (семейство *Hudnaseae*), но здесь они немногочисленны. Гименофор на нижней стороне плодового тела находится и у большинства трутовиковых грибов с копытообразными плодовыми телами.

Обычно гимений гименомицетов или с самого начала лежит открыто (у телефоровых, рогатиковых, ежевиковых, трутовиковых и части видов из порядка агариковые — *Agaricales*), или (у другой части агариковых грибов) в молодом возрасте прикрыт сплетением гиф — покрывалом, но к моменту созревания базидиоспор всегда открывается. При этом покрывало разрывается, оставляя на шляпке следы в виде чешуек на ее поверхности и бахромы по краю, а на ножке — в виде кольца в ее средней части или чашевидного влагалища у основания (рис. 293).

Таким образом, для группы порядков гименомицеты характерны плодовые тела, несущие на своей поверхности гименофор с гимением, состоящим из базидий с базидиоспорами и стерильных клеток. Такой гимений к моменту созревания базидиоспор всегда лежит открыто.

Консистенция плодовых тел гименомицетов очень разнообразна:

от кожистой, войлочной и деревянистой у трутовиковых и хрящеватой у большинства рогатиковых и ежевиковых до мягкомясистой у большинства агариковых (пластинчатых) грибов.

Значительную часть плодового тела (по объему) кроме гимения составляет бесплодная часть, состоящая из рыхлого или плотного переплетения гиф. Часто сверху плодовое тело покрыто кожицей, состоящей из гиф с окрашенной оболочкой, что придает ему характерную окраску. У некоторых видов оболочки гиф кожицы легко ослизняются, особенно в сырую погоду, например у маслят (*Suillus*). У некоторых гименомицетов в плодовых телах имеются гифы, содержащие белый млечный сок, например у грибов из рода млечники (*Lactarius*), или смолы — у некоторых трутовиковых грибов.

Плодовые тела гименомицетов однолетние и многолетние. Однолетние — это большинство мягкомясистых плодовых тел шляпочных грибов, совершающих цикл развития за одну вегетацию. Время их существования — от нескольких часов, например у мелких видов рода навозник (*Coprinus*), до 10—14 суток. Многолетние деревянистые плодовые тела имеют трутовиковые грибы. Гимений у них продуцирует споры в течение всего вегетационного периода, причем трубочки гименофора нарастают и функционируют в течение нескольких лет. Существуют даже 80-летние плодовые тела трутовиков. Годичные наслоения гименофора у таких плодовых тел хорошо видны на разрезе.

Размеры плодовых тел гименомицетов сильно различаются: от 0,2—0,5 см в диаметре шляпки у мелких шляпочных грибов до 72 см в диаметре и массой 20 кг у гриба-барана (*Polypilus frondosus*) из семейства трутовиковые. Образование гигантских плодовых тел у гименомицетов — явление довольно частое. Их развитие связано с благоприятными метеорологическими условиями, причем важную роль играют и условия питания. Так, известно плодовое тело белого гриба (*Boletus edulis*) массой 2 кг 720 г с диаметром шляпки 57 см. Известны находки плодового тела грибной капусты (*Sparassis crispa*) из семейства рогатиковые — Clavariaceae массой 9 кг, а среди ежевиковых — Hydniaceae плодовые тела массой 3—4,5 кг. Среди шляпочных грибов порядка агариковые особенно часто крупные плодовые тела находят в роде шампиньон (*Agaricus*). Так, в Курской области был найден шампиньон обыкновенный (*A. campester*) массой 5,5 кг.

Окраска базидиоспор белая, розовая, коричневая, фиолетово-черная или оливково-черная и даже сажисто-черная. От нее зависит и цвет всего гименофора.

Споры гименомицетов разносятся в основном ветром, токами воздуха. Это особенно относится к трутовиковым, плодовые тела которых находятся на деревьях, сравнительно высоко над землей. Споры мясистых плодовых тел шляпочных грибов также разносятся в основном токами воздуха. Однако в их распространении принимают некоторое участие и животные: личинки и взрослые насекомые, слизи и некоторые млекопитающие (белки, олени, лоси). Они охотно поедают мясистые и ароматные плодовые тела шляпочных грибов. При этом споры грибов проходят через пищеварительный тракт животных неперева- ренными и выбрасываются с экскрементами уже в другом месте. В этом



Рис. 274. «Ведмино кольцо» у шампиньона обыкновенного — *Agaricus campester*.

случае биологическая роль мясистых плодовых тел отчасти может быть сопоставлена с ролью сочного околоплодника у высших растений.

Развиваются гименомицеты на почве, деревьях и разнообразнейших растительных остатках. Грибница большинства гименомицетов, пронизывающая субстрат, многолетняя и характеризуется равномерным центробежным ростом. Этим объясняется образование в основном у луговых шляпочных грибов так называемых «ведьминых кругов» или колец, когда плодовые тела располагаются по кругу. Грибница нарастает из года в год, при этом диаметр кольца расширяется. Трава внутри кольца обычно бледная и чахлая, так как мицелий истощает почву. В более старых кольцах чахлая трава бывает только на периферии, около плодовых тел, где находится особенно жизнедеятельный мицелий, а в центре трава пышно развита, так как мицелий там уже отмер и обогатил почву питательными веществами. Размеры таких кругов могут достигать нескольких десятков метров. Скорость роста мицелия по радиусу в зависимости от условий составляет от 8 до 50 см в год (в среднем около 10 см в год). Возраст некоторых колец

достигает свыше 100 лет. Эти кольца хорошо заметны даже тогда, когда плодовых тел гриба еще нет. Ведьмины круги образуют некоторые виды шампиньонов (шампиньон обыкновенный — *Agaricus campester* (рис. 274), шампиньон полевой — *A. arvensis*), луговой опенок (*Marasmius oreades*), виды грибов-зонтиков (род *Lepiota*) и некоторые другие виды гименомицетов, в основном почвенные сапротрофы.

Гименомицеты очень широко распространены в природе. Они растут в лесу, на лугах, в степях. Встречаются в сухих степях (так называемый «степной белый гриб» — *Pleurotus eryngii*, рис. 275) и даже в полупустынях и пустынях. Характерный пустынный вид — шампиньон Бернара — *Agaricus bernardii* — поселяется на таком, казалось бы малоподходящем субстрате, как пустынный такыр, асфальтоподобную корку которого пробивают, появляясь на свет, плодовые тела этого гриба.

Гименомицеты широко распространены по всему земному шару от о. Шпицберген в Заполярье до Огненной Земли в южном полушарии.

Большинство видов этой группы — сапротрофы. Они обитают на мертвой древесине (значительная часть трутовиковых и телефоровых грибов), живут на листовом опаде и в почве (рогатиковые, ежевикковые, многие агариковые грибы). Их роль в природе заключается в разложении растительных остатков. Среди сапротрофных гименомицетов есть домовые грибы — виды семейства кониофоровые (*Coniophoraceae*), которые при определенных условиях (повышенная влажность и плохая аэрация) разрушают обработанную древесину, нанося большой ущерб деревянным сооружениям¹.

Среди гименомицетов есть и паразиты. Это часть трутовиковых грибов, поселяющихся на живых деревьях, например корневая губка (*Fomitopsis annosa*), паразитирующая на соснах и елях. Среди агариковых грибов — это широкоизвестный и распространенный опенок осенний (*Armillariella mellea*), паразитирующий более чем на 200 видах высших растений. Поселяясь на корнях и стволах живых деревьев, он быстро губит их. Молодое дерево погибает за 2—3 года, старое за 8—10 лет.

Некоторые гименомицеты имеют своеобразные местообитания. Так, лесной шампиньон (*Agaricus silvaticus*) часто вырастает на муравей-

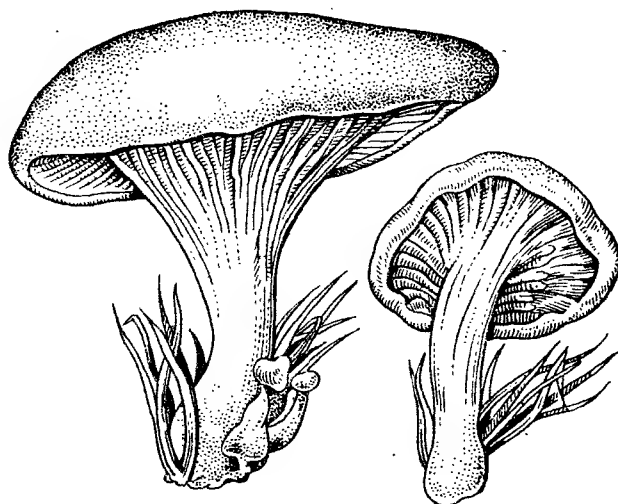


Рис. 275. Степной «белый гриб» — *Pleurotus eryngii*

¹ Активные разрушители обработанной древесины встречаются и среди агариковых грибов, например погребной, или шахтный, гриб из рода свинушки (*Paxillus panuoides*).

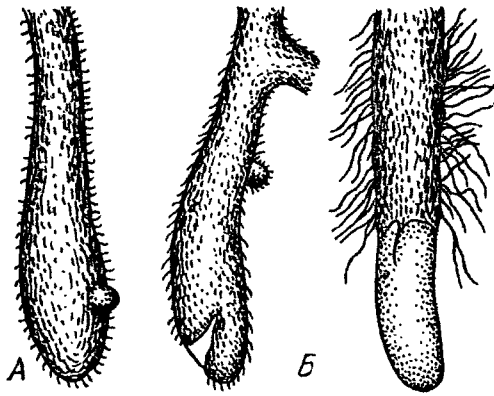


Рис. 276. Эктотрофная микориза. А — микоризный чехол на кончике корня сосны; Б — освобождение растущего кончика корня от грибного чехла

При эндотрофных микоризах мицелий гриба распространен главным образом внутри тканей корня (в коровой паренхиме) по межклетникам и внутриклеточно и относительно мало выходит наружу. При этом корневые волоски у корня сохраняются. Типичная эндотрофная микориза характерна для семейства орхидные (Orchidaceae), и для большинства видов облигатна, т. е. семена этих растений не могут прорасти и развиваться в отсутствие гриба. Эндотрофная микориза встречается и у многих других травянистых растений, хотя присутствие гриба для развития растения здесь не столь обязательно.

Эктотрофная микориза отличается тем, что на корнях формируется наружный чехол из гиф или она имеет вид плотно переплетенной ткани, одевающей корень. От этого переплетения гиф в окружающую почву простираются свободные гифы. Собственных корневых волосков корень при этом не образует (рис. 276). Иногда при усиленном росте корень разрывает на вершине грибной чехол и дальше растет свободно.

Гифы гриба проходят между клетками эпидермиса, образуя сеть («сеть Гартига», рис. 277). Такая микориза характерна для древесных растений и редко встречается у травянистых.

Однако провести четкую границу между эндотрофной и эктотрофной микоризами трудно. Переходной между ними является экто-эндотрофная микориза, распространенная более часто, чем чисто эктотрофная. При такой микоризе грибные гифы густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие в его коровую паренхиму. Мицелий здесь идет отчасти по межклетникам, отчасти — внутриклеточно, образуя в клетках или клубки гиф, или разветвления, напоминающие гаустории. Клетки корня при этом остаются живыми. Такая микориза встречается у большинства древесных пород.

Микоризу образуют большинство растений (за исключением водных), как древесных, так и травянистых (особенно многолетние).

Травянистые растения вступают в микоризный симбиоз с микро-

никах, при этом мицелии гриба пронизывают это жилище, сложенное из хвоинок сосны или ели, а на его вершине и по бокам образуются плодовые тела. На муравейниках часто вырастает гриб-зонтик лохматый или краснеющий (*Macrolepiota rhacodes*).

Многие шляпочные грибы вступают в сложный симбиоз с корнями высших растений, особенно древесных пород, образуя микоризу. При этом в непосредственный контакт с корнями высших растений вступает грибница, находящаяся в почве. По тому, как осуществляется этот контакт, различают три типа микориз: эндотрофную, эктотрофную и экто-эндотрофную.

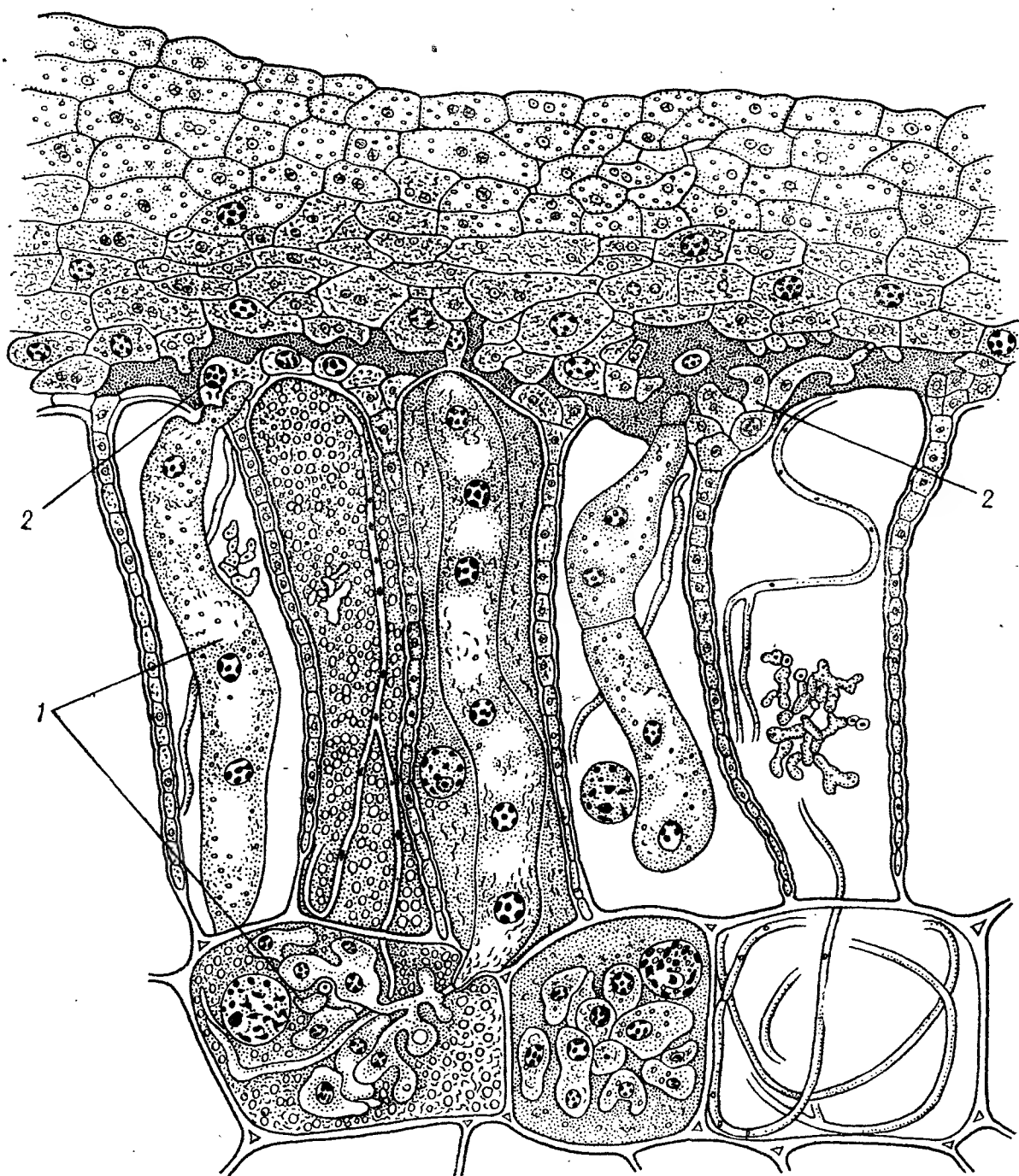


Рис. 277. Экто-эндотрофная микориза березы (разрез):
1 — гифы в клетках корня, 2 — сеть Гартига

скопическими грибами в основном из класса несовершенные грибы — Deuteromycetes, отчасти из класса зигомицеты — Zygomycetes (с мицелием, лишенным перегородок, — род эндогоне — *Endogone*) и отчасти из класса сумчатые грибы — Ascomycetes. Роды *Elaphomyces* и *Tuber* из класса сумчатых образуют микоризу и с древесными растениями — буком, дубом и др. Большинство древесных пород образует микоризу с грибницей шляпочных грибов — макромисетов из класса базидиаль-

ные — Basidiomycetes и группы порядков гименомицеты — Hymenomycetiidae.

В экто-эндотрофной микоризе гименомицетов и древесных пород гриб оплетает корень снаружи и частично проникает внутрь. Здесь он получает от корня углеродное питание, так как сам, будучи гетеротрофом, не может синтезировать органические вещества. Наружные свободные гифы гриба широко расходятся в почве от корня, заменяя ему корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества (главным образом, азотистые). Часть этих веществ поступает в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. В клетках корня частично перевариваются и внедрившиеся туда гифы.

Почва леса, особенно в прикорневой зоне деревьев, пронизана грибницей микоризных грибов, а на поверхности почвы появляются их многочисленные плодовые тела. Это подберезовик (*Leccinum scabrum*), подосиновик (*L. aurantiacum*), рыжик (*Lactarius deliciosus*) и многие другие шляпочные грибы, встречающиеся только в лесу. Для этих грибов такой симбиоз обязателен. Если их грибница и может развиваться без участия корней дерева, то плодовые тела в этом случае обычно не образуются. С этим связаны неудачи попыток искусственного разведения наиболее ценных съедобных лесных грибов, таких, как белый гриб (*Boletus edulis*).

Белый гриб формирует микоризу со многими породами деревьев: березой, дубом, грабом, буком, сосной, елью. Некоторые виды грибов образуют микоризу с одной определенной породой, например лиственничный масленок (*Suillus grevillei*) — только с лиственницей.

Для деревьев симбиоз с грибами тоже имеет значение: опыты на лесных полосах показали, что без микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте, более ослаблены и легче подвергаются заболеваниям.

В случае эндотрофных микориз взаимоотношения гриба и высшего растения еще более сложные. В связи со слабым контактом гиф микоризного гриба с почвой таким путем в корень поступает относительно небольшое количество воды, а также минеральных и азотистых веществ. В этом случае для высшего растения, вероятно, приобретают значение вырабатываемые грибом биологически активные вещества типа витаминов. Гриб отчасти снабжает высшее растение и азотистыми веществами, так как часть гиф гриба, находящихся в клетках корня, переваривается ими. Гриб получает от растения углеводы, а у орхидных грибов сам отдает углеводы (в частности, сахара) высшему растению.

Микоризный симбиоз — явление очень сложное, не укладывающееся в какую-то определенную схему. Взаимоотношения растения и гриба-микоризообразователя часто зависят от окружающих условий.

Экологические группы гименомицетов. В зависимости от субстрата, на котором развиваются гименомицеты, среди них выделяют следующие основные экологические группы.

1. Ксилофилы, обитающие на древесине. Это в основном сапрофиты, растущие на свежей, обработанной или полуразложившейся древесине. Менее многочисленны в этой группе паразиты, такие, как



Рис. 278. Плодовые тела астерофоры (*Asterophora*) на сыроежке

вышеупомянутая корневая губка — *Fomitopsis annosa*, опенок осенний — *Armillariella mellea* и др.

2. Почвенные сапротрофы — обширная группа, в которой можно выделить виды, растущие на опаде и в разных горизонтах гумусового слоя.

3. Микоризные грибы.

Ксилофилы, почвенные сапротрофы и микоризные грибы — основные экологические группы гименомицетов, охватывающие большое число видов. Менее многочисленны среди гименомицетов три другие экологические группы.

4. Копрофильные виды, растущие на навозе травоядных (в основном из семейства навозниковые — *Coprinaceae*).

5. Карбофильные виды, обитающие на обугленной древесине, кострищах (некоторые виды рода чешуйчатка — *Pholiota* и др.).

6. Микофильные грибы, паразитирующие на других гименомицетах. Сюда входят виды небольшого рода астерофора — *Asterophora*, плодовые тела которых появляются группами на плодовых телах некоторых видов сыроежек (рис. 278), а также некоторые виды рода коллибия (*Collybia cirrhata* и *C. cookei*).

Значение гименомицетов в природе и хозяйственной деятельности человека разнообразно. К гименомицетам относятся те немногие виды, которые человек научился выращивать как сельскохозяйственные растения. Это сапротрофы, не связанные с микоризным симбиозом, что позволяет относительно легко культивировать их на различных субстратах. Наиболее широко из них распространен шампиньон двуспоро-

вый — *Agaricus bisporus*, который в больших масштабах выращивают промышленным способом более чем в 40 странах мира (рис. 279). Культивируются и другие пластинчатые грибы, в основном ксилофилы: шиитаке — *Lentinus edodes*, возделываемый более 2000 лет в странах Юго-Восточной Азии, особенно в Японии, на древесине лиственных пород. Кроме того, широко выращивают вольвариеллу съедобную — *Volvariella esculenta* в Китае и Индокитае на грядах из рисовой соломы, зимний гриб — *Flammulina velutipes* на рисовых отрубях; вешенку обыкновенную — *Pleurotus ostreatus* (рис. 280), летний опенок — *Kuehneromyces mutabilis* и кольцевик — *Stropharia rugoso-annulata* в странах Восточной и Центральной Европы, а также некоторые другие

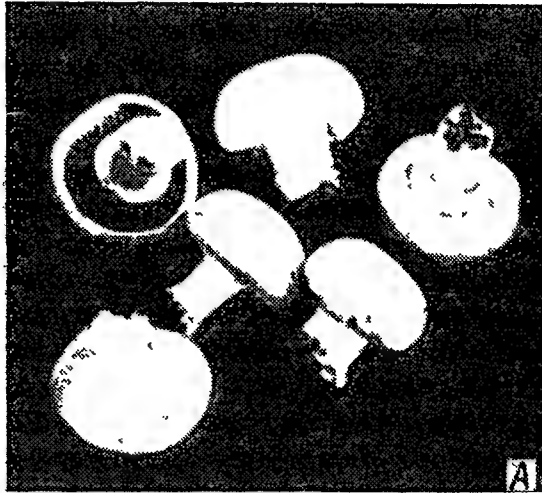
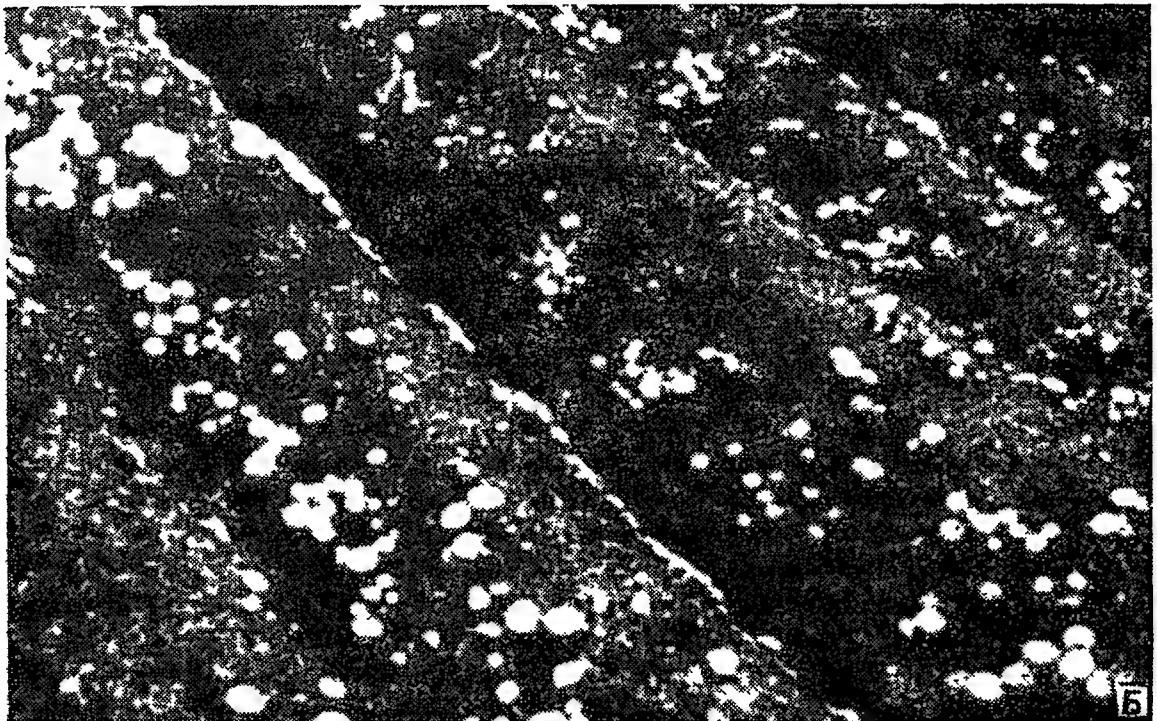


Рис. 279. Культивирование шампиньонов. А — шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*) — внешний вид; Б — шампиньоны в шампиньоннице



виды. Проблема культивирования наиболее ценных в пищевом отношении микоризных грибов, таких, как белый гриб и другие, пока не решена, хотя экспериментальные исследования в этом направлении ведутся.

В настоящее время все большее распространение приобретает способ получения грибов в пищевых целях путем выращивания грибного мицелия в погруженной культуре в ферментерах. Экспериментами показано, что мицелий, полученный таким способом, по своему химическому составу и вкусовым качествам мало отличается от плодовых тел соответствующего гриба. Таким способом выращивают мицелий шампиньона, вешенки и некоторых других грибов. Этот метод позволяет быстро накапливать значительное количество мицелия, а полученные таким способом концентраты являются хорошим пищевым продуктом.

Некоторые гименомицеты — продуценты биологически активных веществ, в частности виды рода навозник — *Coprinus*, содержат набор активных целлюлолитических ферментов. Из видов рода сыроежка — *Russula* отечественные исследователи получили фермент руссулин, который нашел применение в сыроварении, значительно ускорив процесс приготовления сыров и улучшив их вкусовые качества.

С другой стороны, многие гименомицеты, особенно трутовиковые и кониофоровые (домовые) грибы, разлагая древесину, наносят вред хозяйству.

В природе гименомицеты — участники микоризного симбиоза, редуценты растительных остатков. Таким образом, и в природе, и в жизни человека гименомицеты играют значительную роль.

Цикл развития гименомицетов сходен с общей схемой развития базидиальных грибов (см. рис. 269). Плодовые тела их, так же как грибница, пронизывающая субстрат, состоят из дикариотичных гиф. Только созревающие базидии, базидиоспоры и вырастающий из них и существующий небольшой период мицелий — гаплоидные. Очень быстро мицелий становится двухъядерным — дикариотичным за счет слияния его клеток и начинает интенсивно разрастаться в субстрате, образуя плодовые тела. Среди гименомицетов преобладают гетероталлические (раздельнополюе) виды, у которых для слияния двух клеток при образовании дикариотичного мицелия должны встретиться гифы, выросшие из разных базидиоспор. У гомоталлических видов, которых здесь значительно меньше, могут сливаться клетки одного и того же гаплоидного мицелия.

Группа гименомицеты — *Hymenomycetidae* объединяет два порядка: непластинчатые, или афиллофоровые — *Aphyllophorales*, имеющие разнообразные плодовые тела с гименофором различного типа (глад-



Рис. 280. Культура вешенки обыкновенной, или устричной, — *Pleurotus ostreatus*

кий, складчатый, шиповатый, трубчатый), и порядок пластинчатые, или агариковые — Agaricales, плодовые тела которых имеют пластинчатый гименофор и состоят почти всегда из шляпки и ножки. Сюда же относятся виды с мяскомясистыми плодовыми телами и трубчатым гименофором, легко отделяющимся от мякоти плодового тела (белый гриб и др.), гименофор которых по своему происхождению связан с пластинчатым.

Порядок афиллофоровые объединяет около 11 семейств, порядок агариковые — 15—18 семейств.

Порядок афиллофоровые — Aphyllophorales

У представителей порядка плодовые тела разнообразны по форме, консистенции и микроскопическому строению. Гименофор гладкий, бугорчатый, бородавчатый, шиповатый, складчатый, трубчатый, реже пластинчатый. У видов с трубчатым гименофором, последний не отделяется от мякоти плодового тела. У грибов с пластинчатым гименофором он не отделяется от плодового тела, имеющего кожистую или деревянистую консистенцию. Кроме базидий, базидиол и парафиз в гимении некоторых афилловых грибов имеются цистиды, щетинки и другие элементы гимения, предохраняющие его от повреждения и имеющие систематическое значение (рис. 281).

Гифы мицелия малозаметные, тонкие (2—10 мкм), бесцветные или слегка окрашенные. Различают несколько морфологических типов плодовых тел, из которых основные следующие: распростертые (ресупинатные) плодовые тела, состоящие из слоя переплетенных гиф, расположенных на субстрате, на котором развивается гименофор различной формы; блюдцевидные или чашевидные плодовые тела с гименофором на внутренней стороне полости; шляповидные плодовые тела — полукруглые, вееровидные, копытовидные, подушковидные, почковидные, продолговатые, прикрепленные боком или зачаточной боковой ножкой с гименофором на нижней стороне плодового тела; шляповидные плодовые тела с центральной или эксцентрической ножкой и гимением на нижней стороне шляпок; прямостоячие, булавовидные, цилиндрические или разветвленные плодовые тела с гимением, обычно располагающемся в верхней части плодового тела.

Между этими морфологическими типами плодовых тел имеются переходные, показывающие постепенное эволюционное развитие плодовых тел от рыхлых, паутинистых, распростертых по субстрату корочек до обособленных ясно выраженных шляповидных или копытовидных плодовых тел. Параллельно этому процессу шел процесс перемещения гимения с верхней поверхности плодового тела на нижнюю. Расположение гимения на нижней стороне способствует защите спор и их распространению. В пределах некоторых семейств афиллофоровых грибов наблюдаются конвергентные ряды эволюции плодовых тел от ресупинатных с гимением на верхней стороне до вертикально стоящих, радиальных с гимением на нижней поверхности.

Большинство видов — сапротрофы, развивающиеся на мертвой и обработанной древесине, лесном опаде, гумусе; часть видов паразитирует на живых деревьях, незначительное количество — на травянистых растениях; некоторые виды — микоризообразователи.

Афиллофоровые грибы распространены во всех природных зонах, но особенно широко — в лесах, где являются основными разрушителями древесины.

В основу деления порядка *Arhyllorphorales* на семейства в настоящее время положен комплекс макроскопических и микроскопических признаков: строение и расположение гименофора, консистенция плодовых тел, определяемая строением трамы, форма и окраска спор, степень дифференциации стерильных элементов гимения (цистид, щетинок и др.), наличие или отсутствие их, онтогенез и биохимические признаки плодовых тел и т. д. Объем порядка разными авторами принимается неодинаково — от 11 до 22 семейств.

Семейство рогатиковые — *Clavariaceae*. Плодовые тела булабовидные или цилиндрические, часто коралловидно разветвленные с простыми или ветвящимися ветвями. Гладкий гименофор располагается по всей поверхности плодового тела, кроме участков, обращенных вверх, и ножки. Консистенция плодовых тел мясистая, кожистая, иногда хрящеватая или деревянистая. Окраска их разнообразна: от разных оттенков желтого

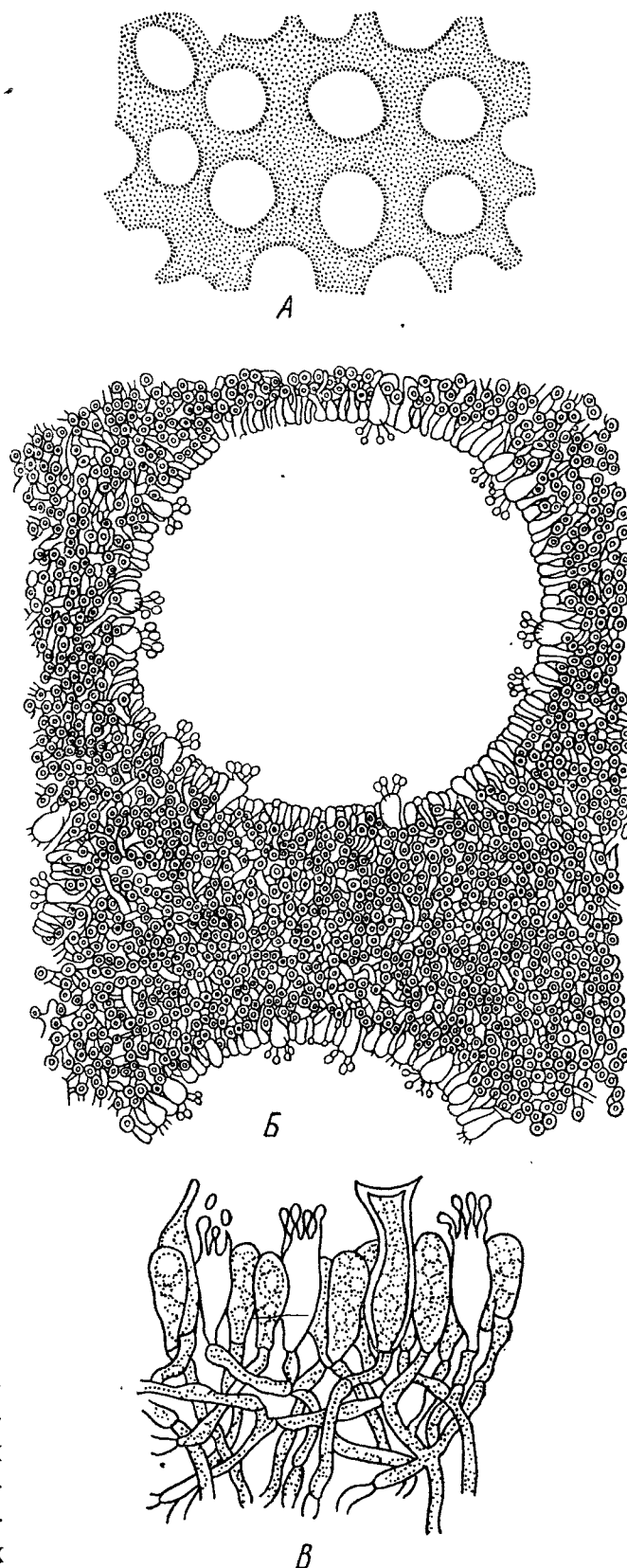


Рис. 281. Разрез трубчатого гименофора. А — при малом; Б — при большом увеличении; В — гимений с цистидами

цвета до красных, лиловых и темно-бурых. Плодовые тела однолетние

Большинство представителей — сапротрофы, обитающие на очень гнилой древесине, лесной подстилке, земле. Предполагается, что некоторые из них — микоризообразователи.

Род спарассис — *Sparassis* включает виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из многочисленных пластинковидных расширенных, иногда сливающихся ветвей. У съедобного *S. crispa* (грибная капуста) плодовое тело шаровидное, конечные ветви пластинчато-курчавые.

Род рамария — *Ramaria* объединяет виды с крупными сильно разветвленными плодовыми телами яркой окраски. Рамария желтая — *R. flava* съедобна (рис. 282). Виды рода клавария — *Clavaria* имеют менее ветвящиеся плодовые тела, часто булабовидные или нитевидные. Некоторые виды рода тифуля — *Typhula* паразитируют на культурных и дикорастущих растениях (тифуля инкарнатная *T. incarnata*, тифуля клеверная — *T. trifolii* и др.). В отличие от других рогатиковых в цикле развития этих грибов имеются склероции, образующиеся в ткани растения-хозяина. После гибели растения на склероциях развиваются очень мелкие булабовидные плодовые тела темно-лилового цвета (рис. 283).

Семейство лисичковые — Cantharellaceae. Плодовые тела трубковидные или шляповидные, на их внешней стороне располага

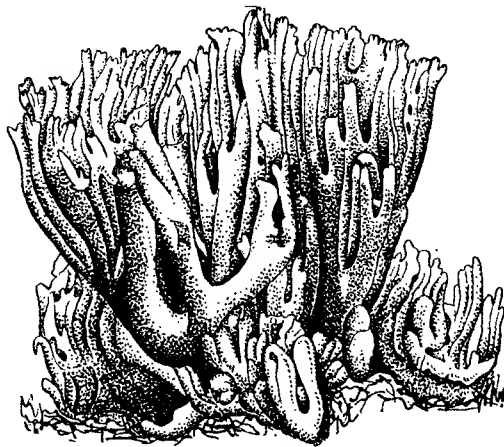


Рис. 282. Плодовое тело *Ramaria flava*

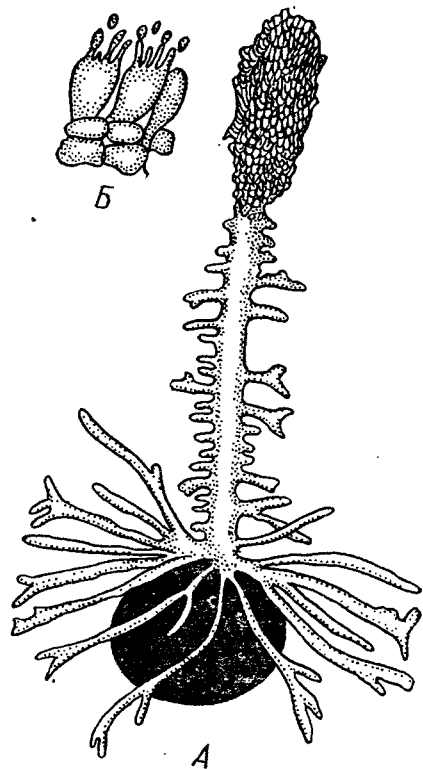


Рис. 283. Плодовое тело *Typhula*. А — проросший склероций во время образования базидий; Б — базидии и базидиоспоры



Рис. 284. Лисичка желтая — *Cantharellus cibarius*

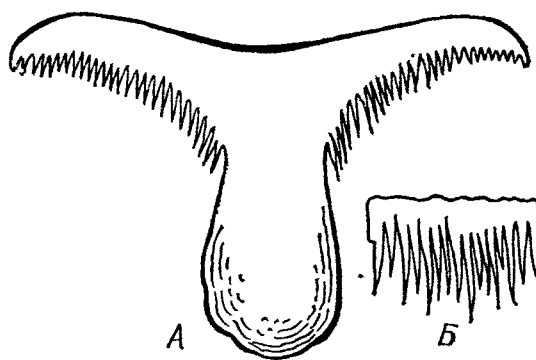


Рис. 285. Ежовик желтый — *Hydnum repandum*. А — продольный разрез через плодовое тело; Б — шиповидный гименофор

ется морщинистый, складчатый, желобчатый или почти гладкий гименофор. Окраска грибов желтая, охряная, буроватая или сероватая. Большинство из них сапротрофы, некоторые — микоризообразователи.

Род кантареллус, лисичка — *Cantharellus* характеризуется мясистыми плодовыми телами с лопастными, слегка воронковидными шляпками на центральной или эксцентрической ножке. Гименофор в виде вильчато разветвленных складок, нисходящих по ножке. *C. cibarius* — съедобная лисичка желтая — образует микоризу с сосной (рис. 284). Род кратереллус — *Craterellus* отличается от предыдущего гладким, бугорчатым или морщинистым гименофором. Лисичка серая (*C. cornucopioides*) имеет воронковидное, тонкомясисто-перепончатое плодовое тело дымчато-серого, почти черного цвета.

Семейство ежовиковые — *Hydnaceae* включает грибы с характерным шиповатым или зубчатым гименофором. Плодовые тела разнообразны по форме: распростерты по субстрату корочки, коралловидно разветвленные кустики, грибовидные со шляпкой и центральной или эксцентрической ножкой. Наиболее известен съедобный гиднум выемчатый — *Hydnum repandum*, произрастающий в хвойных и лиственных лесах (рис. 285).

Семейство кортициевые — *Corticiaceae*. Представители имеют простое макроскопическое строение в виде очень тонких распростертых гладких пленок. Консистенция плодовых тел паутинистая, мясистая или кожистая. Гименофор у большинства видов гладкий, но может быть бородавчатым, шиповатым, складчатым. В гимении имеются цистиды. Большинство видов сапротрофы, обитающие на валежной древесине, некоторые — паразиты деревьев и травянистых растений, имеются и настоящие почвенные грибы, растущие на лесной подстилке. У видов рода трехиспора — *Trechispora* плодовые тела ресупинатные, нежные, мягкокожистые и белые или бледноокрашенные. Трехиспора белоснежная — *T. candidissima* морфологически напоминает распростер-

тые тела трутовиковых грибов, отличаясь от них микроскопическим строением плодового тела. Из рода флебия — *Phlebia* интересна флебия гигантская — *P. gigantea*, развивающаяся на валежной древесине и известная как разрушитель мертвой древесины хвойных пород. Этот гриб — антагонист корневой губки, в связи с чем предпринимаются попытки применить его для борьбы с ней.

По мнению советского миколога Э. Пармасто, в основании филогенетического древа порядка *Aphyllorphales* находится семейство *Coriiciaceae*, из отдельных родов которого можно эволюционно вывести другие семейства этого порядка. При выяснении филогенетических отношений афиллофоровых грибов учитывают предполагаемые связи этих грибов с сумчатыми, гетеробазидиальными и агариковыми грибами, основанные на исследовании онтогенеза плодовых тел, формы спор, структуры и строения их оболочки.

Семейство телефоровые — *Thelephoraceae*. Строение плодовых тел этих грибов разнообразно. У типичных представителей плодовые тела перепончатые или кожистые, реже мясистые, распростертые или полураспростертые, часто располагаются на субстрате черепитчато, с гладким или шиповатым гименофором. Плодовые тела высших представителей — рогатиковидные и шляповидные, с центральной ножкой и гладким гименофором. Для всех телефоровых грибов характерно присутствие телефоровой кислоты, что вместе с окраской и формой базидиоспор служит систематическим признаком этого семейства. Телефоровые грибы растут на древесине, лесном опаде и почве во всех природных зонах, где имеются леса. У видов рода *Thelephora* плодовые тела кожистые, неслоистые, разнообразной формы. Гимений без цистид и других стерильных элементов. Телефора наземная — *T. terrestris* обычна в сухих сосновых лесах и в зависимости от местообитания имеет распростертые или раковинovidные плодовые тела с бугорчатым гименофором. Гриб иногда обволакивает гифами сеянцы сосны, оказывая на них механическое давление, что препятствует их росту и вызывает их гибель.

Семейство кониофоровые — *Coniophoraceae*. Плодовые тела распростертые, в виде темно-коричневых или буро-ржавых лепешек. Гименофор неровный, гладкий, складчатый, лабиринто-сетчатый или почти пористый. Тесно расположенные складки иногда образуют трубочки. Роды кониофора — *Coniophora* и серпула — *Serpula* различаются по строению гименофора. У видов первого рода гименофор гладкий, бугорчатый, волнистый или складчатый, у видов второго — сегчато-складчатый или сетчато-пористый. Наиболее распространены кониофора обыкновенная — *C. puteana* и настоящий домовый гриб — *S. lacrymans*, разрушающие древесину в постройках. Последний гриб известен еще под названием плачущего, так как на поверхности плодового тела образуются капли жидкости (экссудата). Этот гриб-сапротроф, потребляющий целлюлозу клеток древесины, повсеместно вызывает гниение деревянных конструкций различных сооружений. Мицелий в виде шнуров и пленок быстро распространяется в древесине и на ее поверхности. Меры борьбы с домовыми грибами профилактические: употребление в постройках сухой антисептированной древесины,

правильная эксплуатация деревянных сооружений (предохранение от сырости, вентиляция и т. п.). При ремонте зараженных построек необходимо удалять поврежденные конструкции и сжигать их.

Семейство трутовиковые — *Polyporaceae* (*Polyporaceae*). Плодовые тела тонкокожистые, черепитчато расположенные или деревянистые, почковидные, шляповидные и копытообразные. Гименофор в виде радиально расположенных или переплетающихся складок, ячеек, трубочек. Трутовиковые грибы — сапротрофы на мертвой древесине и паразиты на живых деревьях. Они активно разрушают древесину с помощью экзоферментов. В зависимости от комплекса ферментов, выделяемых трутовиками, различают целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие грибы. Обе группы грибов содержат гидролитические ферменты, а у лигнинразрушающих грибов имеются и оксидазы. Благодаря неодинаковому воздействию на древесину, эти грибы способны вызывать разные типы гнили. Целлюлозоразрушающие грибы, разлагающие целлюлозу и способствующие освобождению лигнина, — возбудители бурой деструктивной гнили; в результате древесина становится хрупкой, ломкой, крошащейся и в конечной стадии растрескивается на крупные или мелкие призматические куски темного цвета. Бурую коррозионную гниль вызывают лигнинразрушающие грибы. В начальной стадии разложения древесина обычно темнеет, но впоследствии принимает светлую окраску благодаря освобождению неразложившейся целлюлозы. Древесина становится мягкой, волокнистой, расслаивается по годичным кольцам. Некоторые трутовики способны вызывать смешанную гниль, воздействуя на целлюлозный и лигниновый комплексы древесины.

Древесину заражают базидиоспоры, развивающие мицелий, распространяющийся внутри субстрата. Однолетние и многолетние плодовые тела трутовиков всегда образуются на его поверхности. Обычно они прикрепляются к субстрату боком и ориентированы гименофором вниз, что облегчает распространение базидиоспор.

Трубчатый гименофор всех многолетних плодовых тел трутовиковых грибов ежегодно образует новые слои (рис. 286). Весной прошлогодние трубочки зарастают слоем мицелия, впоследствии уплотняющимся, и в нем формируются новые трубочки. Таким образом разви-

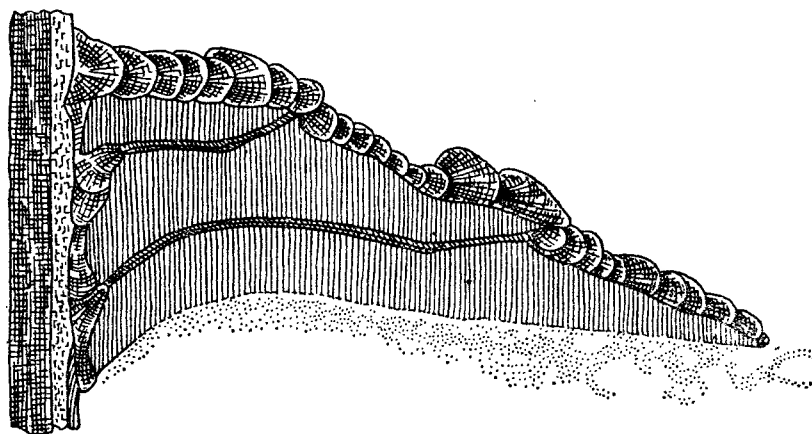


Рис. 286. Распил трехлетнего плодового тела трутовика

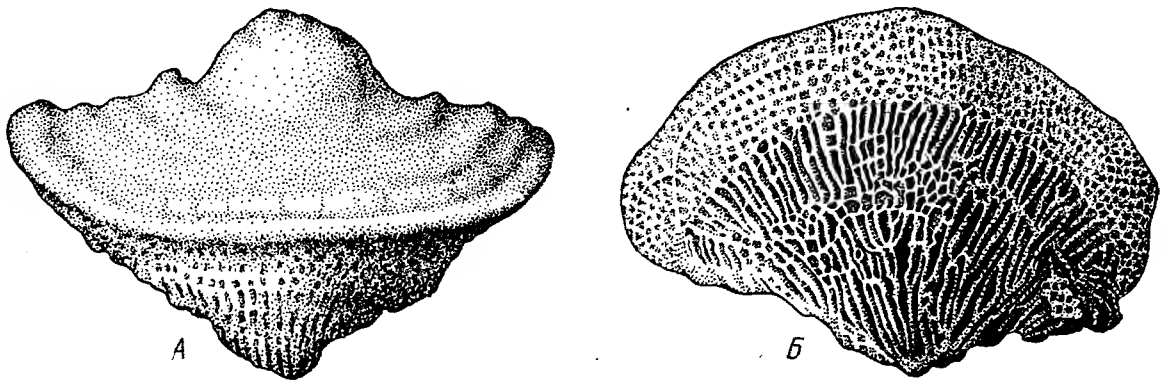


Рис. 287. Дубовая губка — *Daedalea quercina*. А — общий вид; Б — лабиринтовидный гименофор

вается новый слой гименофора, начинающий функционировать в середине лета. Складчатый лабиринтовидный гименофор трутовиковых грибов всегда однослойный, так как у многолетних плодовых тел такого типа элементы гименофора ежегодно удлиняются, а не формируются вновь.

Из видов рода щелелистник — *Schizophyllum*, характеризующегося кожистыми упругими плодовыми телами, в СССР встречается щелелистник обыкновенный — *S. commune*, обитающий на валежной древесине. Для него характерно черепитчатое расположение плодовых тел. Шляпки почковидные, языковидные, со складчатым гименофором, напоминающим пластинки, расположенные веерообразно.

Отличительная особенность рода дедалия — *Daedalea* — лабиринтовидный (дедалеевидный) гименофор в виде переплетающихся складок, образующих крупные неравновеликие ячейки (рис. 287). *D. quercina* (дубовая губка) поселяется на мертвой древесине широколиственных пород, вызывая бурую деструктивную гниль.

У видов рода фомитопсис — *Fomitopsis* многолетние плодовые тела с ежегодно нарастающим трубчатым гименофором, ткань обычно окрашена в светлые тона. Трутовик окаймленный (*F. pinicola*) имеет копытообразное плодовое тело, почти черное, с яркой оранжево-красной каймой по краю. Он часто встречается на хвойных и лиственных породах в лесах умеренной зоны, произрастая на мертвой древесине или паразитируя на ослабленных живых деревьях. Корневая губка (*F. annosa*) вызывает опасное заболевание корневой системы хвойных пород, поселяясь на ее частях, выступающих из земли. Род фомес — *Fomes* отличается от предыдущего рыжеватым или ржаво-бурым цветом ткани многолетнего плодового тела. Наиболее обычен трутовик настоящий — *F. fomentarius*, который отличается от трутовика окаймленного серым цветом копытообразного тела и обитанием преимущественно на ослабленных или мертвых березах (рис. 288). На поверхности шляпки хорошо заметны зоны, означающие ежегодный прирост гименофора; по ним можно ориентировочно определить возраст плодового тела. Род ганодерма — *Ganoderma* включает виды с многолетними, реже однолетними плоскими плодовыми телами, ткань которых окра-

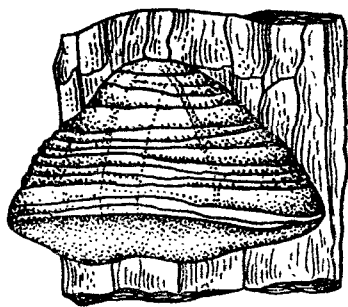


Рис. 288. Трутовик настоящий — *Fomes fomentarius*. Плодовое тело

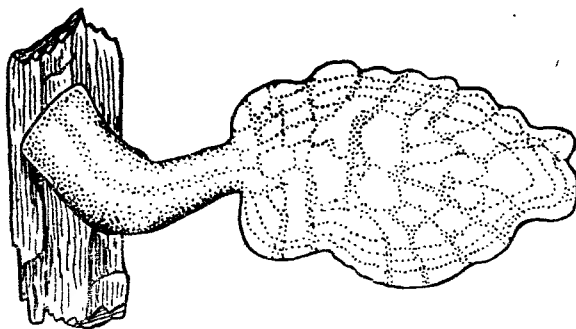


Рис. 289. Трутовик лакированный — *Ganoderma lucidum*. Плодовое тело

шена в коричневый или рыжеватый цвета. Трутовик плоский — *G. applanatum* обитает на многих лиственных породах, вызывая бурую коррозийную гниль. Его многолетние плоские коричневато-шоколадные плодовые тела встречаются во всех природных зонах. В отличие от трутовика плоского трутовик лакированный (*G. lucidum*) распространен преимущественно в южных областях (Кавказ, Средняя Азия). Он развивается у основания ослабленных деревьев многих лиственных пород, прикрепляясь к ним при помощи бокового пенька (рис. 289).

Грибы рода феллину — *Phellinus* имеют плодовые тела различной формы (от ресупинатных до копытообразных). Отличительная особенность гимения этих грибов — присутствие щетинок. Трутовик ложный — *P. igniarius* поселяется на живых и мертвых стволах многих лиственных пород и характеризуется коричневато-серым цветом гименофора. Его стерильная, т. е. неплодоносящая, форма известна под названием «чага» — *Inonotus obliquus*. Она развивает в трещинах коры берез черные, бугорчатые, неправильных очертаний наросты. Вытяжка из этого гриба применяется в медицине.

В отличие от предыдущих родов у видов рода летипорус — *Laetiporus* ткань мясистая, а не деревянистая или пробковидная, трубочки не слоистые, плодовые тела развиваются черепицеобразно из общего ложа. Однолетние яркоокрашенные мясистые плодовые тела трутовика серно-желтого — *L. sulphureus* в молодом возрасте съедобны. Обычно они развиваются в нижней или средней части стволов лиственных пород в разных климатических зонах. Гриб вызывает бурую, быстро распространяющуюся по сердцевине гниль.

Порядок агариковые — Agaricales

Плодовые тела мягкие, однолетние, состоят из шляпки и ножки. Реже они имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку. Сидячие плодовые тела без ножки характерны для некоторых видов, развивающихся на древесине, таких, как вешенка обыкновенная — *Pleurotus ostreatus* (см. рис. 280). На нижней стороне шляпки расположен пластинчатый гименофор в виде радиально расположенных пластинок (рис. 290). У одного семейства болетусовые — Boletaceae

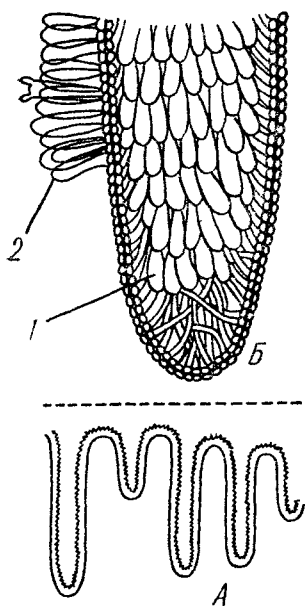


Рис. 290. Строение пластинчатого гименофора. А — разрез пластинчатого гименофора; Б — часть гименофора с гимением:
1 — трама, 2 — гимений

ную из параллельных гиф. Эта часть невелика и образует в середине пластинки тонкий слой. От этого слоя трамы гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки, образуя боковой слой трамы (рис. 291, Г). Типичная билатеральная трама развивается в пластинках видов рода мухомор, или аманита — *Amanita*. Инвертная (перевернутая) трама сходна по строению с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 291, В). Такая трама типична для пластинок родов вольвариелла (*Volvariella*), плютей (*Pluteus*).

Различен тип расположения пластинок по отношению к ножке плодового тела: они бывают свободными, не достигающими ножки или достигающими ножки, но не прикрепленными к ней, они могут прикрепляться к ножке всем краем или зубцом и, наконец, есть пластинки, нисходящие по ножке (рис. 292).

У части агариковых грибов пластинчатый гименофор залегает открыто — это гимнокарпные плодовые тела, характерные для сыроежек (род *Russula*) и ряда других видов. У другой части агариковых грибов гименофор, несущий гимений, сначала прикрыт сплетением гиф — покрывалом — это гемангиокарпные плодовые тела. Имеются два типа покрывала: общее и частное. Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. Плодовое тело, одетое общим покрывалом, в молодом возрасте имеет вид беловатого

гименофор в виде трубочек, которые в отличие от трубчатого гименофора трутовиковых грибов легко отделяются от мякоти плодового тела и в своем происхождении связаны с пластинчатым гименофором.

Пластинки агариковых грибов в сечении имеют вид конуса, с двух сторон которого расположен гимений (рис. 290). Центральная стерильная часть пластинки называется трамой (рис. 290, Б, 1). Трамы пластинчатых грибов подразделяются на четыре типа в соответствии с расположением составляющих их гиф, что имеет известное значение в систематике агариковых грибов (рис. 291). Неправильная трама состоит из переплетающихся гиф неправильной формы. Гифы субгимения¹ сильно разветвлены (рис. 291, А). Такая трама характерна для видов рода лентинус — *Lentinus*, обитающих на древесине. Правильная трама состоит из гиф с цилиндрическими клетками, идущих более или менее параллельно длине пластинок. Иногда гифы переплетаются, сохраняя это направление (рис. 291, Б). Такую структуру имеют пластинки видов рода лепиота, или зонтик — *Lepiota*. Билатеральная трама имеет центральную часть, сложенную из параллельных гиф. Эта часть невелика и образует в середине пластинки тонкий слой. От этого слоя трамы гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки, образуя боковой слой трамы (рис. 291, Г). Типичная билатеральная трама развивается в пластинках видов рода мухомор, или аманита — *Amanita*. Инвертная (перевернутая) трама сходна по строению с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 291, В). Такая трама типична для пластинок родов вольвариелла (*Volvariella*), плютей (*Pluteus*).

¹ Слой, лежащий под гимением.

или сероватого яйца или шара (рис. 293, А). Затем по мере роста плодового тела ножка вытягивается, вынося вверх шляпку. Общее покрывало при этом разрывается и остается в виде влагалища, или вольвы, у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки (рис. 293, Б). Влагалище бывает двух типов: свободным,

мешковидным (бледная поганка — *Amanita phalloides*) и приросшим к ножке. В последнем случае оно имеет вид узкой, легко отламывающейся

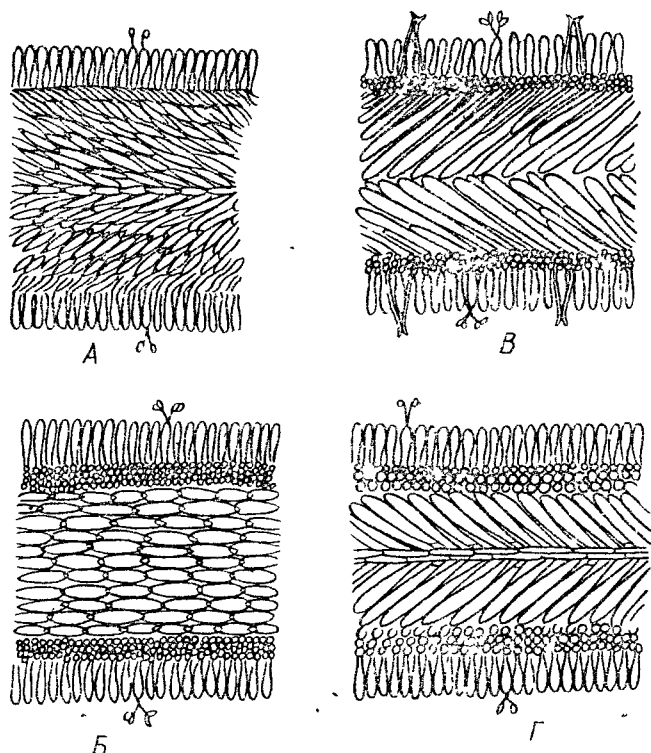


Рис. 291. Типы трамы пластинчатого гименофора. А — неправильная; Б — правильная; В — инвертная, или перевернутая; Г — билатеральная

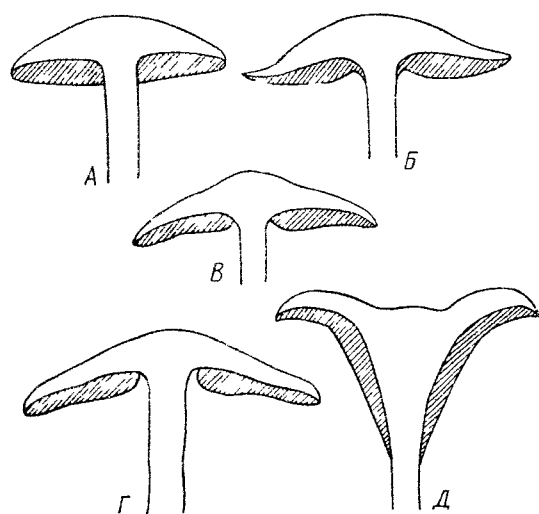


Рис. 292. Типы прикрепления пластинок у агариковых грибов. А — прикрепление к ножке всем краем; Б — прикрепление зубцом; В, Г — свободные пластинки; Д — нисходящие по ножке

оторочки или концентрических валиков, чешуек или бородавок на основании ножки (красный мухомор — *A. muscaria*). Общее покрывало характерно для рода мухомор. У красного мухомора — *A. muscaria* на поверхности шляпки хорошо заметны белые чешуйки, а у вздутого основания ножки — влагалище с приросшим к ножке краем.

Второй тип покрывала — частное — у молодого плодового тела соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая только формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки разворачиваются. Частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, а у ряда видов — как бахрома по краю шляпки (рис. 294). У некоторых видов (род паутинник — *Cortinarius*) покрывало тонкое, паутинистое и поэтому кольцо быстро исчезает (рис. 295). Частное покрывало с хорошо сохраняющимся кольцом на ножке характерно для родов шампиньон (*Agaricus*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*). У шам-

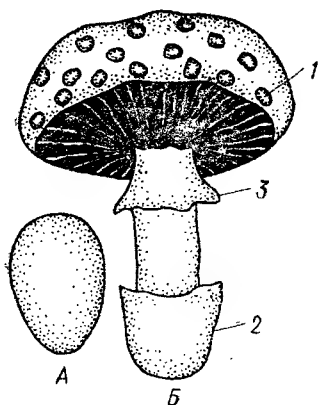


Рис. 293. Развитие плодового тела агарикового гриба с общим и частным покрывалом. А — молодое плодовое тело, одетое общим покрывалом; Б — зрелое плодовое тело: 1 — остатки общего покрывала в виде чешуек на шляпке, 2 — остаток общего покрывала в виде влагалища у основания ножки, 3 — кольцо на ножке — остаток частного покрывала

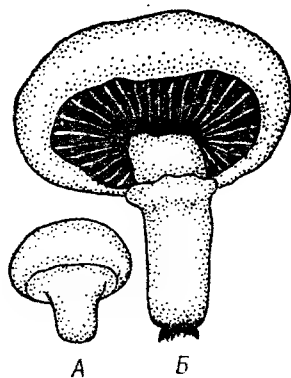


Рис. 294. Развитие плодового тела агарикового гриба с частным покрывалом. А — молодое плодовое тело с частным покрывалом, закрывающим гимений; Б — зрелое плодовое тело с кольцом на ножке — остатком частного покрывала

пиньона двуспорового оно имеет вид пленки, натянутой между краем шляпки и ножкой, и прикрывает молодые пластинки. К моменту созревания базидиоспор оно разрывается, образуя четкое кольцо на ножке. Плодовые тела агариковых грибов могут иметь частное покрывало (род *Agaricus*), общее покрывало (род *Amanitopsis*) и одновременно общее и частное покрывала (род *Amanita*).

Агариковые — сапротрофы на почве, опаде и древесине, микоризообразователи (особенно с древесными породами). Немногие из них — паразиты. К этому порядку относится основная масса шляпочных грибов — съедобных и ядовитых. В «Системе микологии» («Systema mycologicum») шведского миколога

Е. Фриза (E. Fries), фундаментальный труд которого (1821 г.) принят за основную работу для номенклатуры большинства грибов, все пластинчатые грибы отнесены к роду *Agaricus*. В более поздних работах Е. Фриз выделил из него ряд самостоятельных родов, основанных на макроскопических признаках. Последующие работы микологов основывались уже и на микроскопических признаках — системы П. Карстена (P. Karsten, 1879), Л. Келе (L. Quélet, 1886), М. Патуйяра (N. Patouillard, 1900). Эти искусственные системы были удобны для определения грибов, но не отражали филогенетические связи между отдельными родами, семействами.

С начала XX в. основное направление исследований в систематике агариковых грибов заключается в попытках создать естественную филогенетическую систему этой группы. Изучение онтогенеза плодовых тел, ряда микроскопических признаков, таких, как строение спор, тип трамы пластинок, некоторые характерные химические реакции плодовых тел и т. д., привело к увеличению числа семейств, включаемых в этот порядок. За последние 20 лет при разработке системы агариковых грибов учитывались их возможные филогенетические связи с афиллофоровыми грибами и гастеромицетами, основанные на изучении онтогенеза плодовых тел, особенно на развитии частного и общего покрывала, форме спор, строении их оболочки. Исследованию этих вопросов посвящены работы чешского миколога А. Пилата (A. Pilat, 1951), английских микологов Р. Денниса, П. Ортона, Ф. Хора (R. Dennis, P. Orton, Ph. Hoga, 1960), американского исследователя А. Смита

(А. Smith, 1947—1959) и фундаментальная работа Р. Зингера «Современная таксономия порядка Agaricales» («The Agaricales in modern taxonomy», 1975).

Система Р. Зингера в настоящее время наиболее разработана и принята большинством микологов.

По этой системе порядок делится на семейства по строению плодового тела: по наличию или отсутствию частного и общего покрывала, по строению и типу расположения пластинок по отношению к ножке, по типу трамы, по окраске спор и гименофора, по строению спор и т. д.

Таким образом, в настоящее время порядок охватывает 15—17 семейств. Основные из них следующие:

Семейство болетовые — *Boletaceae*. Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела, по происхождению связан с пластинчатым. Споровый порошок¹ бурый, оливково-бурый, желтый или розовый. Споры гладкие, без пор. Семейство включает 17 родов и около 250 видов, подавляющее большинство которых — микоризообразователи, образующие эктотрофную микоризу с древесными растениями. Исключительно обитатели лесов. Сюда относятся наиболее распространенный белый гриб — *Boletus edulis*, подосиновик — *Leccinum aurantiacum*, подберезовик — *L. scabrum*, виды рода масленок — *Suillus*, моховик — *Xerocomus* и др.

Белый гриб отличается огромным внутривидовым разнообразием и сложностью. У него выделено 18 форм, отличающихся друг от друга окраской шляпки, наличием или отсутствием сеточки на ножке, приуроченностью к древесной породе и т. д. Наиболее распространены следующие формы: еловая, типовая с буровато-коричневой шляпкой; дубовая с сероватым оттенком шляпки, сосновая, так называемая боровая, с буровато-вишневой или даже красноватой шляпкой; березовая с белой, беловатой или охристо-желтой шляпкой и т. д.

Семейство свинушковые — *Paxillaceae*. Гименофор пластинчатый, причем пластинки многократно разветвлены и соединены между собой многочисленными анастомозами (перемычками), образующими сеточку, что сближает это семейство с *Boletaceae*. Пластинки нисходящие. Споровый порошок от белого до охряного. Споры гладкие, без поры. Семейство включает пять родов и около 20 видов. Основной род свинушка — *Paxillus*. Наиболее распространены два вида: свинушка тонкая — *P. involutus* и свинушка толстая — *P. atrotomentosus*.

Семейство мокруховые — *Gomphidiaceae*. Гименофор плас-

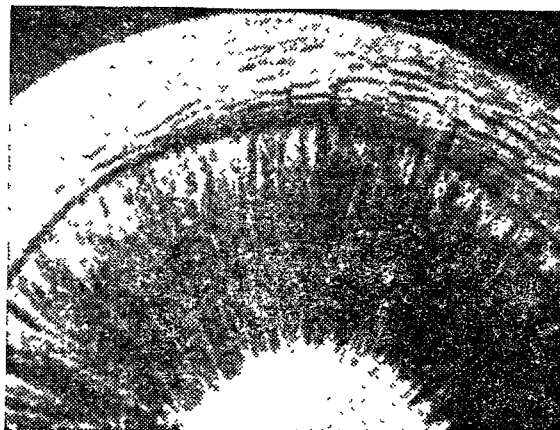


Рис. 295. Паутиnistое покрывало — кортина — у плодового тела паутинника — *Cortinarius*

¹ Цвет отдельной споры из-за ее малых размеров точно определить трудно. Поэтому определяют окраску спор в массе — по цвету спорового порошка, обычно осыпавшегося из гриба на белую бумагу.

тинчатый. Плодовые тела покрыты слизью. Слизисто-паутинистое частное покрывало оставляет на ножке слизистое кольцо. Пластинки приросшие, толстые, тупые, восковидной консистенции, редкие, вильчато-разветвленные. Споры темно-бурые, гладкие. Семейство включает два рода. В еловых лесах очень часто в августе и сентябре встречается коричневатая мокруха еловая — *Gomphidius glutinosus*.

Семейство рядовковые (трихоломовые) — *Tricholomataceae* — самое крупное семейство в порядке агариковые, включающее около 62 родов, что составляет 25 % всех видов этого порядка. Пластинки приросшие или нисходящие. Споровый порошок светлоокрашенный (белый, кремовый, розоватый, бледно-охристый или бледно-буроватый). Споры гладкие, щероховатые, редко шиповатые. Среди рядовковых встречаются виды почти из всех экологических групп грибов: микоризообразователи, гумусовые и подстилочные сапротрофы, ксилофилы, карбофилы, микофилы и т. д. Наиболее крупные роды: рядовка — *Tricholoma*, говорушка — *Clitocybe*, коллибия, или денежка, — *Collybia*. Сюда относится широко известный опенок осенний — *Armillariella mellea*, встречающийся на древесине в сентябре — ноябре, зимний гриб — *Flammulina velutipes*, культивируемый в странах Дальнего Востока, и вешенка обыкновенная — *Pleurotus ostreatus*, распространенная по всей территории СССР, также культивируемая в ряде стран. Интересен род негниючник — *Marasmius*, плодовые тела которого не загнивают, а засыхают. К нему относится съедобный луговой опенок — *M. oreades*, чесночник — *M. scorodonius*.

Семейство мухоморовые (аманитовые) — *Amanitaceae*. Пластинки свободные. Споровый порошок белый или розовый. Споры гладкие. У большинства представителей родов имеется общее покрывало, оставляющее вольву в основании ножки (см. рис. 293). Семейство включает пять родов. В основном это микоризообразователи и ксилофилы. Центральный род мухомор — *Amanita* с белыми спорами, вольвой и кольцом на ножке. Содержит ряд ядовитых видов, из которых бледная поганка — *A. phalloides* и мухомор вонючий, или белая поганка, — *A. virosa* смертельно ядовиты. Токсические вещества — фаллоидин и аманитин — относятся к группе полипептидов. Признаки отравления проявляются через 10—12 ч, когда помочь пострадавшему уже трудно. Несколько менее ядовиты мухомор поганковидный — *A. mappa*, мухомор пантерный — *A. pantherina*, мухомор порфиновый — *A. porphyria* и мухомор красный — *A. muscaria*. Есть среди них и съедобные виды: мухомор толстый — *A. spissa*, мухомор розовый — *A. rubescens*, растущие в лесах, и мухомор Виттадини — *A. vittadini*, приуроченный к степным районам. Однако практически в пищу их не употребляют в связи с трудностью их отличия от ядовитых видов.

Два других рода имеют розовые споры — род плютей и вольвариелла. Род плютей — *Pluteus* включает съедобный вид плютей олений — *P. cervinus*, растущий в лесах на гниющих пнях и валежнике и образующий крупные плодовые тела без вольвы, состоящие из распростертой серовато-коричневой шляпки на длинной тонкой ножке. У него в гимении кроме базидий с базидиоспорами и парафиз имеются крупные цистиды (см. рис. 272). Род вольвариелла — *Volvariella* имеет вольву

и включает съедобные виды⁴, из которых *V. esculenta* и *V. volvacea* широко культивируют на рисовой соломе в странах Юго-Восточной Азии.

Семейство шампиньоновые (агариковые) — *Agaricaceae*. Включает 13 родов. Пластинки свободные, реже (в начале развития) прикрепленные. Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо или следы в виде чешуек. У некоторых представителей есть общее покрывало. Окраска спор различна: от белой (род зонтики — *Lepiota*) до черно-бурой (род шампиньон — *Agaricus*). Споры гладкие, часто со шпорой. Наиболее крупные и широко распространенные роды: шампиньон — *Agaricus*, зонтик — *Lepiota*, гриб-зонтик — *Macrolepiota*, виды которого имеют очень крупные плодовые тела с высотой ножки до 30 см и диаметром шляпки до 25 см. Шампиньон двуспоровый — *A. bisporus*, имеющий на базидии по две базидиоспоры вместо типичных четырех, — гумусовый сапротроф. Это один из немногих грибов, который успешно культивируют в специальных помещениях на конском навозе или других особым образом приготовленных субстратах более чем в 40 странах, причем история его возделывания насчитывает уже более 300 лет. Этот вид легко выращивается и в лабораторных условиях в вазонах. Его плодовые тела можно получать даже в чашках Петри, что делает его удобным объектом для физиологических, биохимических, генетических и ряда других исследований.

Семейство навозниковые — *Coprinaceae*. Шляпка яйцевидная или цилиндрическая. Пластинки приросшие или нисходящие, редко свободные, черные от спор. Споры темноокрашенные: черные, оливково-, фиолетово- или темно-бурые, с толстой оболочкой, с порой. Мякоть хрупкая и ломкая, а у видов рода навозник — *Coprinus* при созревании расплывается. Есть виды и с общим, и с частным покрывалом, но последние обычно быстро исчезают. Сапротрофы, обитающие на подстилке, древесине, навозе. Семейство включает четыре рода, из которых род *Coprinus* наиболее обширный. На богатой перегноем почве особенно часто встречается очень крупный и съедобный в молодом возрасте навозник белый — *C. comatus*. У навозника домового — *C. domesticus* и некоторых других видов этого рода в лаборатории на искусственных питательных средах легко удается получать характерные плодовые тела с колоколовидной шляпкой. Эти грибы используют для генетических исследований, для изучения активности ферментов.

Семейство строфариевые — *Strophariaceae*. Объединяет роды с характерной окраской спор: преимущественно пурпурно-коричневой или с лиловым оттенком — от черно-лилового до светло-коричнево-лилового. Споры гладкие, с порой. Пластинки полусвободные, приросшие или даже слегка нисходящие на ножку. Общее покрывало всегда отсутствует, частное — у ряда видов имеется, оставляя кольцо на ножке. Сапротрофы на древесине, травянистых растительных остатках, реже на почве, немногие — паразиты на деревьях. Семейство включает пять родов. Часто встречаются виды родов, обитающих на древесине: гиолома — *Hypholoma*, включающая ложноопенок серно-желтый — *H. fasciculare* и ложноопенок кирпично-красный — *H. sublateritium*, виды рода чешуйчатка — *Pholiota*. Близок к ним род кюнеро-

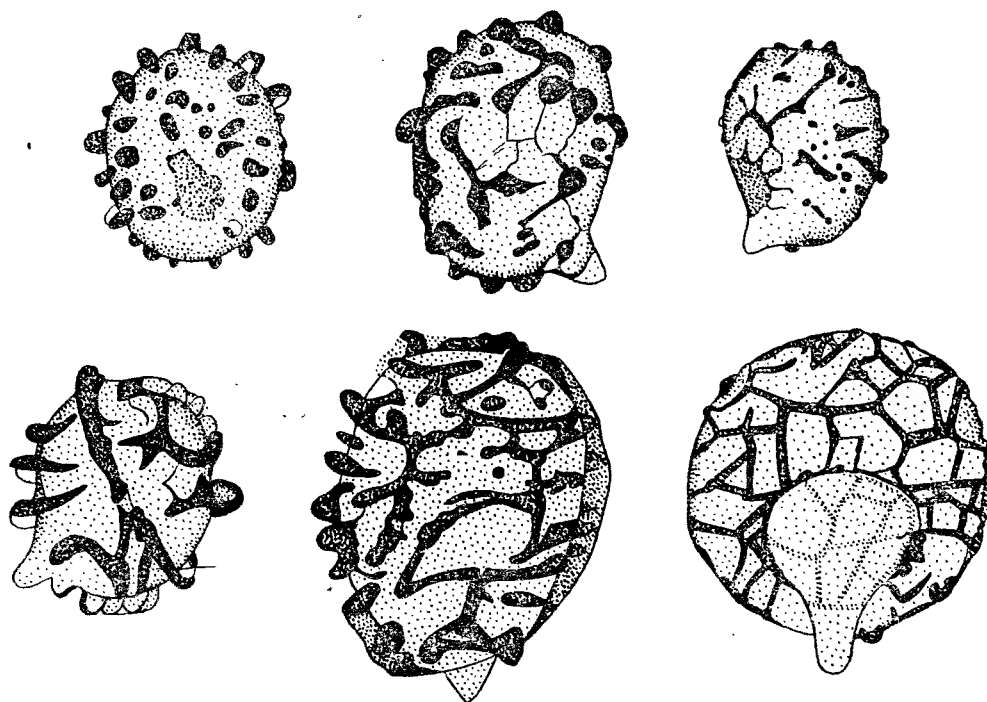


Рис. 296. Споры видов семейства сыроежковые — Russulaceae с орнаментированной оболочкой

мицес — *Kuehneromyces* с широко распространенным на древесине различных пород видом летний опенок — *K. mutabilis*. Этот вид успешно культивируется в ряде стран Европы на древесине или опилках. Широко используется в культуре кольцевик, или строфария, — *Stropharia rugoso-annulata*. Этот сапротрофный вид с крупными плодовыми телами легко выращивается на соломе и картофельной ботве грибоводами-любителями ряда стран. Технология его выращивания была разработана специалистами-микологами ГДР в 60-е годы.

Семейство паутинниковые — Cortinariaceae. Частное покрывало — паутинистое (кортина), реже слизистое или пленчатое, кольцо от него быстро исчезает (см. рис. 295). Пластинки приросшие, иногда нисходящие. Споровый порошок ржаво-бурый. Семейство включает 14 родов. Виды рода в основном микоризообразователи, растущие в лесах. Споры всегда без поры, различные по форме и строению оболочки. Наиболее широко распространены виды родов паутинник — *Cortinarius* и волоконница — *Inocybe*. В еловых лесах часто встречается паутинник вонючий — *C. traganus* желтовато-лилового цвета.

Семейство сыроежковые — Russulaceae. Мякоть плодовых тел хрупкая, гетеромерная, состоит из двух типов гиф: тонких и толстых. У видов рода млечник — *Lactarius* толстостенные гифы содержат млечный сок. Пластинки приросшие, слабонисходящие, при созревании почти свободные. Споры белые, кремовые, охристые, с сильно орнаментированной оболочкой (рис. 296). Семейство включает два рода и около 230 видов. В основном микоризообразователи. Род млечник — *Lactarius* включает около 80 видов. Виды рода широко распространены в раз-

личных типах леса. В хвойных лесах растут: рыжик — *L. deliciosus*, волнушка — *L. torminosus*, груздь настоящий — *L. resimius* и др. Род сыроежка — *Russula* также очень многочисленный, включает около 150 видов, не содержащих млечного сока.

Необходимо отметить, что уже в 1934 г. французский миколог Р. Эйм (R. Heim) предложил выделить из порядка Agaricales в самостоятельные порядки Boletales и Asterosporales (Russulales). В настоящее время имеется также тенденция семейства Boletaceae, Tricholomataceae и Russulaceae, наиболее значительно отличающиеся по ряду признаков от остальных семейств порядка Agaricales, выделять в самостоятельные порядки: Boletales, Tricholomatales, Russulales (М. Я. Зерова, 1974; Крайзель, 1969).

ГАСТЕРОМИЦЕТЫ — GASTEROMYCETIDAE

Плодовые тела — ангиокарпные, т. е. совершенно замкнуты до полного созревания спор. Гимениальный слой находится внутри и к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается. У некоторых гастеромицетов базидии внутри плодовых тел располагаются на гифах беспорядочно. Споры из плодового тела освобождаются уже после их отделения от базидий в результате местного разрыва или общего разрушения оболочка плодового тела.

Как правило, базидии не принимают активного участия в рассеивании спор, поэтому они обычно не имеют правильной формы и расположения, как у гименомицетов. Базидии несут по четыре споры, но встречаются виды с большим числом (6—14). Иногда число спор на базидии у видов одного и того же рода варьирует от одного до 14 (род *Calostoma*). Расположение спор на базидии также различно: почти сидячие или, наоборот, на очень длинных стеригмах, причем последние могут быть неодинаковой длины. Споры могут быть ориентированы не только вверх, как у гименомицетов, но и вбок и даже прикрепляются к базидии на разной высоте (рис. 297). Почти у всех гастеромицетов споры темноокрашенные.

Плодовые тела гастеромицетов разнообразны по форме и размерам. В начале развития они чаще всего шаровидные, грушевидные,

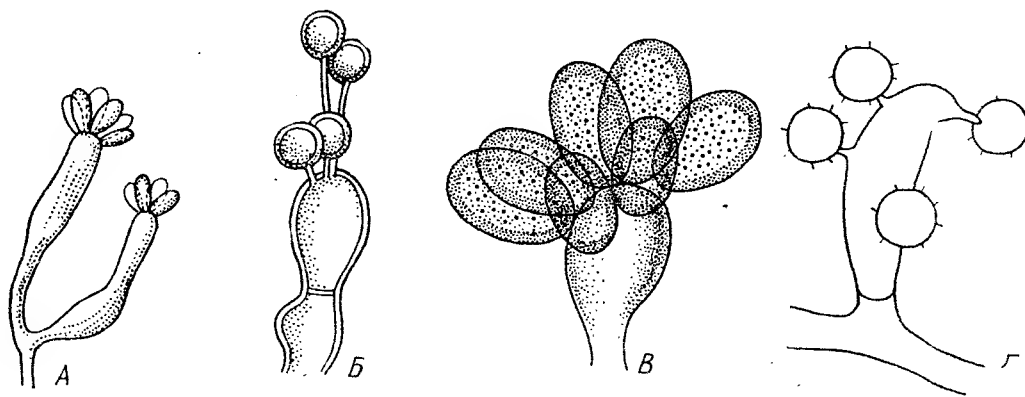


Рис. 297. Расположение спор на базидии у гастеромицетов. А — *Phallus*; Б — *Lycoperdon*; Б — *Sp. aerobolus*; Г — *Tulostoma*

яйцевидные, клубневидные или цилиндрические. У некоторых эта форма сохраняется до полного созревания (виды рода дождевик — *Lycoperdon*, порховка — *Bovista*, головач — *Calvatia*).

У большинства по мере развития плодового тела его форма меняется на бокальчатую, кубковидную (род бокальчик — *Cyathus*), блюдцевидную (род тарелочница — *Disciseda*), звездообразную (род звездовик — *Geastrum*) или шляпковидную с хорошо развитой ножковидной частью (род веселка — *Phallus*) и др. Некоторые тропические и пустынные виды гастеромицетов имеют причудливую форму: это изредка встречающиеся в субтропиках СССР решеточник красный — *Clathrus ruber* и цветохвостник яванский — *Anthurus javanicus* (см. рис. 309, 310), недавно обнаруженный на территории СССР вид лизурус Грандера — *Lysurus granderi*, ранее известный на Цейлоне и завезенный оттуда в Европу (см. рис. 311), а также изредка встречающаяся в пустынях Казахстана и Средней Азии феллориния шишковатая — *Phellorinia strobilina* (см. рис. 305). Диаметр плодовых тел гастеромицетов от 2—3 мм до 60—70 см, масса от нескольких сотен миллиграммов до 12,5 кг. Некоторые гастеромицеты способны к очень быстрому росту. Однолетние плодовые тела лангермании гигантской — *Langermannia gigantea* достигают 1,5 м в диаметре и массы 12 кг. Такое плодовое тело образует огромное количество спор — до 7,5 триллионов, т. е. приблизительно столько же, сколько 400 плодовых тел шампиньона обыкновенного.

Плодовые тела гастеромицетов могут быть подземными (клубневидными) полуподземными и наземными. Наземные бывают сидячими (род порховка — *Bovista*), с ложной ножкой в виде стерильной (без спор) суженной нижней части плодового тела (род дождевик — *Lycoperdon*) и с настоящей ножкой (род тулостома — *Tulostoma*, рис. 298).

У некоторых гастеромицетов образуется особый плодonoсец — рецeптaкул в виде ножки или более сложной формы, обычно ячеистой или губчатой структуры, несущий на своей поверхности спороносную часть плодового тела (роды веселка — *Phallus*, диктиофора — *Dictyophora*, см. рис. 307, 308).

Оболочка плодового тела — перидий — у большинства гастеромицетов хорошо развит и бывает однослойным, двух- или многослойным. В этом случае различают наружный экзоперидий и внутренний эндоперидий. Экзоперидий у многих видов имеет сложную структуру и состоит из нескольких слоев. Поверхность экзоперидия бывает гладкой, но чаще покрыта бородавками, чешуйками или собранными в звездообразные группы шипами. Эти выросты экзоперидия часто отпадают, оставляя на его поверхности следы. Иногда и сам экзоперидий частично или полностью сдувается, обнажая тонкий пергаменто- или бумагообразный перепончатый эндоперидий.

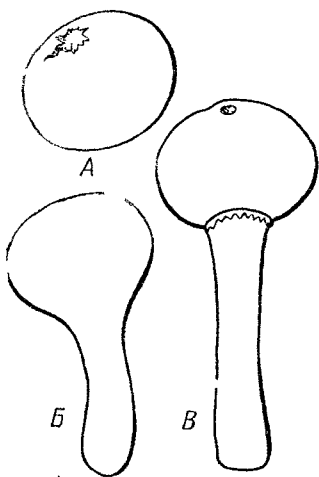


Рис. 298. Типы плодовых тел гастеромицетов. А — сидячее (*Bovista*); Б — с ложной ножкой (*Lycoperdon*); В — с настоящей ножкой (*Tulostoma*)

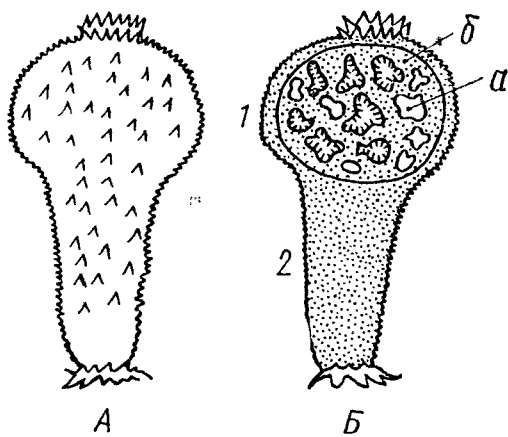


Рис. 299. Дождевик шиповатый — *Lycoperdon perlatum*.
А — внешний вид плодового тела, одетого перидием; Б — внутреннее строение:

1 — глеба (а — камеры, б — трамы), 2 — бесплодный столбик

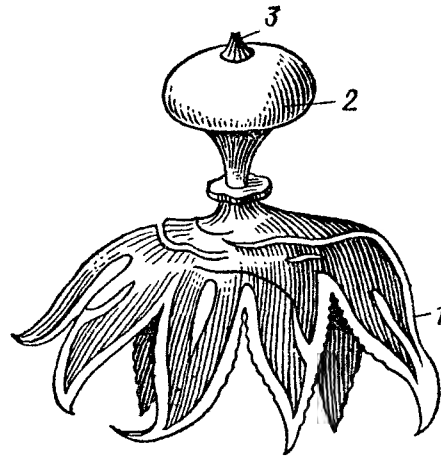


Рис. 300. Звездовик гребенчатый — *Geastrum pectinatum*:

1 — экзоперидий, 2 — глеба, одетая эндоперидием, 3 — перистом

Один из самых распространенных видов гастеромицетов — дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*) имеет булабовидные плодовые тела, покрытые двухслойным перидием (рис. 299). Экзоперидий расположен на эндоперидии в виде групп шипов или бородавочек. Один большой шип окружен группой более мелких. Длинные шипы отпадают и на их месте на поверхности эндоперидия остается сетчатый рисунок. У видов из порядка веселковые, или фаллюсовые (*Phallales*), эндоперидий толстый, студенистой консистенции, предохраняющий нежную спороносную часть от пересыхания. То же наблюдается у ряда пустынных видов. Гладкий экзоперидий может быть тонким и толстым. В последнем случае он раскалывается струпьями. У видов рода звездовик — *Geastrum* экзоперидий раскалывается правильными радиальными лопастями, которые отгибаются вниз, так что все плодовое тело приобретает форму звезды, отчего виды этого рода, растущие на почве в лесах, получили название земляных звездочек. Спороносная часть плодового тела, одетая эндоперидием, здесь имеет шаровидную форму (рис. 300). Освобождая спороносную часть, эндоперидий раскрывается несколькими способами: правильными или неправильными, одиночными или многочисленными отверстиями на вершинах плодовых тел, продольными трещинами или экваториальным разрывом с последующим исчезновением верхней части плодового тела (роды баттарея — *Battarea*, головач — *Calvatia*). Часто отверстие в эндоперидии на вершине плодового тела снабжено конически вытянутым или цилиндрическим хоботком — перистомой (некоторые виды рода звездовик, рис. 300).

Внутренняя часть плодового тела гастеромицетов называется глебой. У молодых плодовых тел глеба всегда белая или сероватая, затем по мере формирования и созревания находящихся в ней базидиоспор она темнеет и приобретает темную окраску: оливковую, оливково-бурую, лиловато-бурую, коричневую и др. Молодая глеба рыхлая,

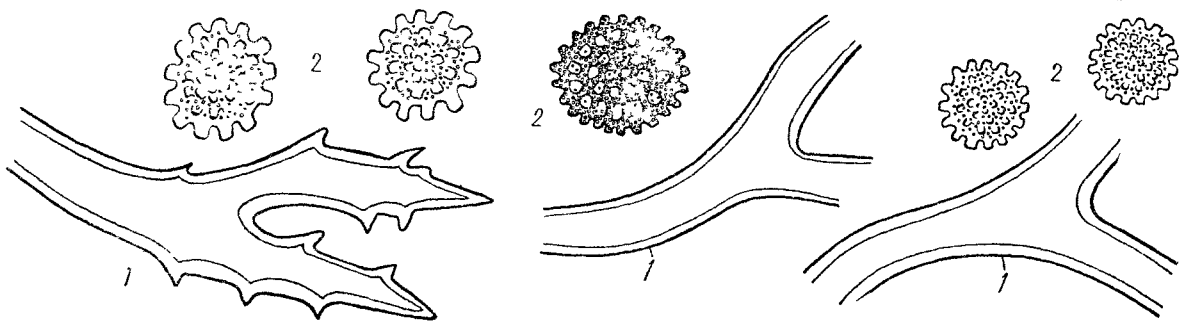


Рис. 301. Капиллиций (1) и споры (2) гастеромицетов

однородная, с возрастом в ней образуются полости — камеры различной формы. Поверхность камер выстлана гимением, состоящим из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий, на которых формируются на длинных стеригмах базидиоспоры. У некоторых родов базидии не образуют гимения, а расположены в камере беспорядочно. Камеры отделены друг от друга бесплодными стерильными участками глебы — трамами, состоящими из сплетения гиф (рис. 299). При созревании плодового тела базидии и трамы у большинства видов разрушаются и базидиоспоры свободно лежат внутри перидия. Часть гиф трамы у ряда родов (*Lycoperdon*, *Bovista*, *Geastrum*, *Calvatia*, *Tulostoma*) сохраняется и идет на образование особых волокон — капиллиция, разрыхляющего массу зрелых базидиоспор и способствующего их рассеванию (рис. 301). Разрыхление споровой массы происходит

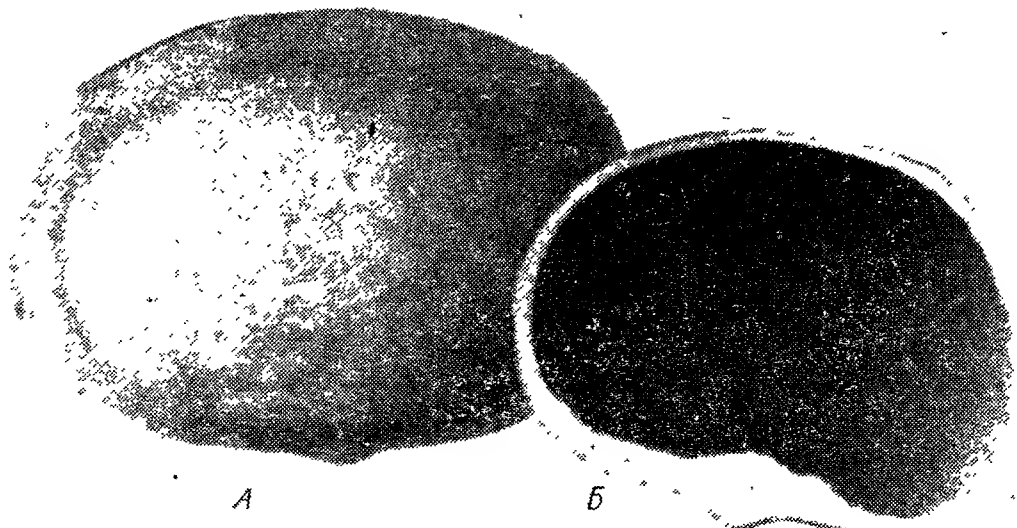


Рис. 302. Ложнодождевик обыкновенный — *Scleroderma aurantium*. А — внешний вид; Б — разрез плодового тела

вследствие того, что нити капиллярия при уменьшении влажности воздуха сокращаются, а при ее увеличении удлиняются. Это способствует лучшему высеванию спор из плодового тела. У некоторых родов (род ложнодождевик — *Scleroderma*) трамы при созревании плодового тела сохраняются. В этом случае внутреннее содержимое зрелого плодового тела остается плотным, мясистым и на разрезе имеет мраморный рисунок от чередующихся камер, темноокрашенных от присутствия базидиоспор, и более светлых трам между ними (рис. 302). У некоторых гастеромицетов (порядок гнездовковые — *Nidulariales*) глеба распадается на небольшие округлые самостоятельные участки, одетые собственной оболочкой, — перидиоли. Перидиоли лежат внутри плодового тела или свободно, или прикрепляются к внутренней стенке перидия белым шнуром, или канатиком (рис. 303).

Выделяют несколько типов развития и расположения спороносного слоя в глебе (рис. 304):

1. Равномерный — базидии расположены равномерно по всей глебе, не образуют правильного гимения и возникают беспорядочно на сплетении гиф (род *Tulostoma*).

2. Лакунарный, или камеровидный, тип — в недифференцированной первичной ткани появляются замкнутые камеры или щели, стенки которых покрыты беспорядочно расположенными базидиями (роды *Scleroderma*, *Nidularia* и др.).

3. Кораллоидный тип — в центре глебы имеется бесплодная часть, к периферии от нее идут коралловидные полости, где находятся базидии с базидиоспорами, расположенные по стенкам этих полостей правильным слоем — гимением. Центральная бесплодная часть глебы образует здесь столбик (роды *Lycoperdon*, *Geastrum* и др.).

4. Многошляпочный тип — спороносные участки глебы формируются в нескольких местах плодового тела независимо друг от друга (род *Clathrus* и др.).

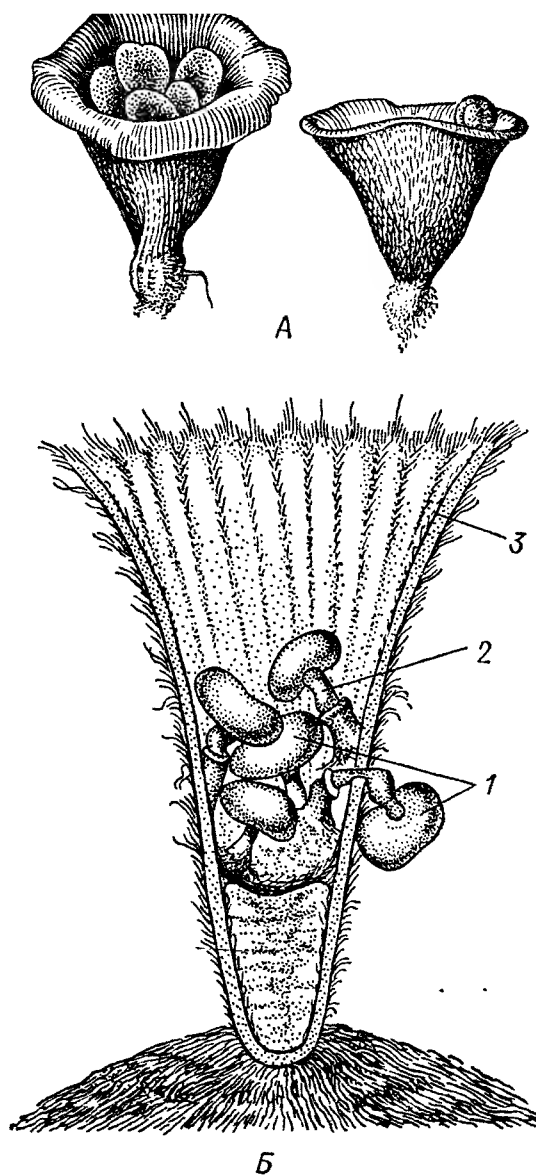


Рис. 303. Бокальчик *Cyathus*. А — внешний вид; Б — продольный разрез плодового тела:

1 — перидиоли, 2 — шнур, 3 — стенка перидия

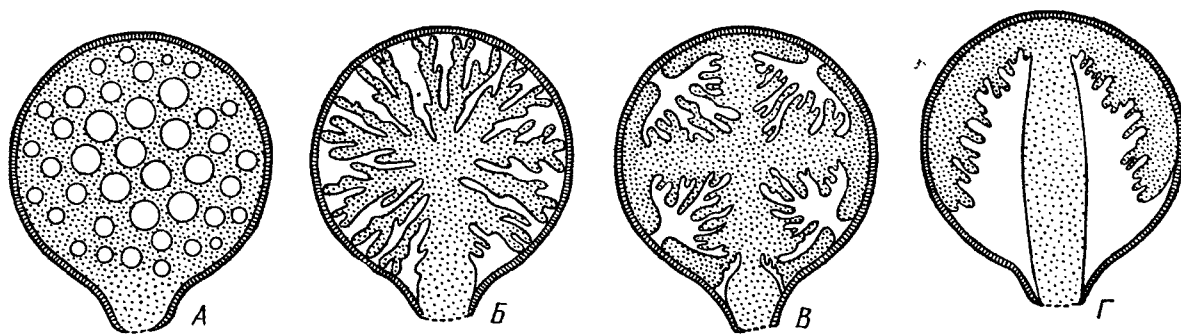


Рис. 304. Типы глебы гастеромицетов. А — лакунарный; Б — кораллоидный; В — много-
шляпочный; Г — одношляпочный

5. Одношляпочный тип характеризуется тем, что первая камера глебы развивается в виде кольцевидной впадины. По мере развития плодового тела эта впадина дифференцируется в первичную глебу и вершину столбика. Пластинки трамы растут, ветвятся, образуя между собой анастомозы, так что в одном участке глебы формируются камеры, покрытые гимением. Этот тип характерен только для части гастеромицетов с надземными плодовыми телами и обеспечивает мощное развитие рецептакула — плодоносца, выносящего глебу на значительное расстояние над поверхностью почвы, что в свою очередь способствует лучшему распространению спор. Такой тип развития плодовых тел обычен для видов порядков веселковые — Phallales и подаксовые — Podaxales.

Эволюция плодовых тел гастеромицетов шла по пути выработки различных приспособлений для рассеивания спор. У гастеромицетов с подземными плодовыми телами, похожими на настоящие трюфели (род меланогастер — *Melanogaster* со съедобным видом меланогастер бромейанус — *M. broomeianus*, виды рода гименогастер — *Hymenogaster*) и обладающими приятным фруктовым запахом, споры распространяются с помощью животных, поедающих эти плодовые тела. При этом споры проходят неповрежденными через кишечный тракт животного, выделяются с экскрементами и таким образом рассеиваются. У большинства гастеромицетов с надземными плодовыми телами споры переносятся токами воздуха. Их плодовые тела — шаровидной или грушевидной формы — обычно открываются на вершине, и пылевидная масса спор, лежащая внутри перидия, высевается наружу небольшими порциями при толчках проходящих животных или порывах ветра. Далее их споры разносятся токами воздуха.

У видов степного и полупустынного рода баттареа отделяется вся верхняя часть перидия за счет образования экваториальной трещины на поверхности плодового тела, споровая масса оказывается почти полностью раскрытой и легко сдувается ветром. У некоторых видов плодовые тела отрываются от субстрата и гонимые ветром, как перекасти-поле, рассеивают споры при движении. Форма плодовых тел таких видов обычно округлая, почти шаровидная (виды родов порховка — *Bovista*, тарелочница — *Disciseda*). У ряда видов из плодового тела выпадает зрелая глеба и также переносится ветром по поверхности почвы. При этом она постепенно распадается на отдельные участки

и рассеивает споры. Сюда относятся некоторые виды родов порховка, головач, а также тригастер черноголовый — *Trichaster melanocephalus* и миценаструм кожистый — *Mydenastrum corium*. В основном это виды открытых степных пространств и полупустынь. Рассеиванию спор у видов порядка дождевиковые (*Lycoperdales*) и тулостомовые (*Tulostomatales*), их высыпанию из плодовых тел, особенно у луговых и лесных влаголюбивых видов, способствуют гигроскопические изгибания нитей капиллиция.

Споры гастеромицетов выбрасываются постепенно. Так, у видов из порядка ложнодождевиковые (*Sclerodermatales*) созревание спор начинается от вершины плодового тела и идет вниз, так что споры освобождаются из полостей глебы в течение нескольких месяцев. Споры гастеромицетов из порядка веселковые — *Phallales* распространяются насекомыми, привлеченными их часто резким и неприятным запахом и яркой окраской. Ползая по ослизняющемуся плодовому телу, насекомые (в частности, для веселки обыкновенной — мухи) захватывают прилипшие к лапкам и телу споры и таким образом распространяют их (см. рис. 307). Яркая окраска и резкий запах имеют для этих видов большое биологическое значение. У небольшой части гастеромицетов вся созревшая глеба со спорами выбрасывается из плодового тела на несколько метров. Сюда относятся виды рода сфероболус — *Sphaerobolus* из порядка гнездовковые — *Nidulariales* (см. рис. 306).

Гастеромицеты в основном почвенные сапротрофы. Их мицелий сильно разветвлен, хорошо развит и пронизывает субстрат, в который он обычно погружен. Отдельные нити мицелия — гифы — часто образуют длинные мицелиальные тяжи, достигающие нескольких миллиметров толщины, пронизывающие субстрат и часто выходящие на поверхность. Такие тяжи наблюдаются у значительной части гастеромицетов (роды веселка, дождевик, порховка и т. д.). Иногда они становятся довольно толстыми, достигая 5—12 мм в поперечнике и нескольких метров в длину. Мицелиальные тяжи, расширяя территорию, на которой развиваются плодовые тела, тем самым способствуют распространению гриба. Реже на субстрате образуется мицелиальная пленка.

Экологические группы гастеромицетов. По приуроченности к субстрату среди гастеромицетов можно выделить четыре основные экологические группы:

1. Ксилофилы — виды, поселяющиеся на растительных остатках (мертвой древесине). Это типичные обитатели лесов. Часто встречается большими группами на разных гнилушках дождевик грушевидный — *Lycoperdon pyriforme*. К ксилофилам принадлежит и основная масса видов порядка гнездовковые — *Nidulariales*, например род бокальчик — *Cyathus* (см. рис. 303). В жизни леса эта экологическая группа играет значительную роль, активно разрушая валежник.

2. Почвенные сапротрофы — группа, к которой относится большинство гастеромицетов. Они приурочены к различным растительным формациям и связаны в распространении с определенными физико-географическими зонами. Среди них выделяют лесные, луговые, степные, полупустынные и пустынные виды. Эта группа охватывает основную

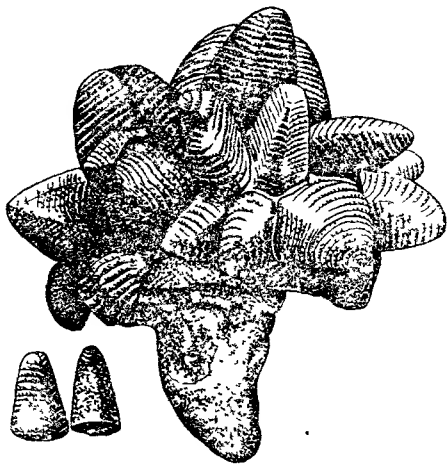


Рис. 305. Феллориния шишковатая — *Phellorinia strobilina*

массу видов гастеромицетов. Лесные почвенные гастеромицеты — сапротрофы — обитают на почве под пологом леса и по условиям роста и развития близки к соответствующей группе агариковых грибов. Это влаголюбивые виды. К ним относятся виды порядка веселковые — *Phallales*, в частности веселка обыкновенная — *Phallus impudicus*, широко распространенная в лесных зонах почти всех частей света (см. рис. 307). Сюда же относятся многочисленные виды дождевиков — *Lycoperdon*, звездиков — *Geastrum*, головачей — *Calvatia* и т. д. Типично лесные обитатели — гастеромицеты с подземными плодовыми телами (род *Melanogaster*). Самое большое число видов гастеромицетов — поч-

венные сапротрофы открытых пространств — степей, пустынь, полупустынь. Наиболее типичные степные и пустынные виды из порядка тулостомовые — *Tulostomatales*: тулостома зимняя — *Tulostoma brumale*, баттарея веселковидная — *Battarea phalloides*, феллориния шишковатая — *Phellorinia strobilina* (рис. 305); из порядка подаксовых — *Podaxales* монтанея песчаная — *Montagnea arenaria*, внешний вид плодового тела которой напоминает плодовые тела пластинчатых шляпочных грибов из порядка *Agaricales* (см. рис. 312).

3. Микоризообразователи с древесными породами. Эта группа среди гастеромицетов немногочисленна. Сюда входят в основном виды рода ложнодождевик — *Scleroderma*, а также, вероятно, часть гастеромицетов с подземными плодовыми телами. Очень немногочисленные виды гастеромицетов паразитируют на корнях высших растений и составляют четвертую экологическую группу, например ризопогон паразитный — *Rhizopogon parasiticus*, паразитирующий на корнях североамериканских сосен — *Pinus echinata* и *P. taeda*.

Гастеромицеты в основном сухолюбивые и теплолюбивые грибы, основная масса видов которых приурочена к открытым пространствам теплых районов земного шара. В степях, пустынях, полупустынях и тропических лесах встречается наибольшее число видов, разнообразнейших по форме и окраске. В пределах этой группы эволюционное развитие в целом шло от подземных плодовых тел к наземным, а среди последних это развитие заключалось во все большем обособлении бесплодной части плодового тела от спороносной и в выработке ножки, выносящей спорообразующую часть вверх.

Гастеромицеты объединяют около 1000 видов, относящихся к 110 родам. В настоящее время они объединяются в 9—11 порядков, которые по ряду признаков можно разделить на две группы.

Первая группа характеризуется следующими общими признаками. Глеба обнажается только после полного созревания и отбрасывания базидиоспор с базидий, когда она уже почти разрушена. Глеба обычно.

превращается в порошок, который содержит споры и капиллиций. Гимений состоит из базидий, разбросанных в камерах пучками или, реже, равномерно выстилающих камеры изнутри. Тип развития глебы лакунарный. Основные порядки следующие:

Порядок дождевиковые — *Lycoperdales*. Плодовые тела напочвенные, шаровидные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, часто вытянутым в ножку. Перидий двух-четырёхслойный. Глеба состоит из многочисленных извилистых камер и трам, которые при созревании превращаются в порошок. Гимений, выстилающий камеры, правильный. Хорошо развит капиллиций. Порядок включает 18 родов с большим числом видов, разнообразных по местообитанию (луга, леса, степи, пустыни). Основные роды: дождевик — *Lycoperdon*, головач — *Calvatia*, порховка — *Bovista*, звездовик — *Geastrum*. Дождевик шиповатый — *L. perlatum* — один из самых широко распространенных видов, встречается на лугах, лесных полянах (см. рис. 299). Это космополит, отмеченный на всех континентах. Виды рода звездовик, или земляные звездочки — *Geastrum*, растущие в основном на песчаной почве в хвойных лесах, вначале также имеют округлую форму. При созревании наружный слой оболочки плодового тела — экзоперидий — звездчато разрывается на лопасти, которые отгибаются книзу. На вершине эндоперидия (внутренняя оболочка) образуется отверстие, через которое рассеиваются споры. Благодаря гигроскопичности лопасти в сырую погоду отгибаются вниз, а в сухую — загибаются кверху, прикрывая глебу (см. рис. 300). Молодые плодовые тела дождевиков, порховок, головачей употребляют в пищу. Молодая глеба дождевиков и головачей, находящаяся под перидием, остается стерильной и может использоваться как кровеостанавливающее средство. У некоторых головачей и лангермании гигантской обнаружены антибиотические вещества.

Порядок ложнодождевиковые — *Sclerodermatales*. Плодовые тела шаровидные, почковидные или клубневидные, сидячие, реже с ложной ножкой. Перидий чаще однослойный, зрелый — темный, толстый, плотный, кожистый или корковидно-пробковый, иногда чешуйчатый или бородавчатый. Глеба сначала белая, как и у дождевиковых, сочная, плотная, не разделена на камеры, затем черноватая или фиолетовая с белыми бесплодными участками трамы в виде прожилок, жестковато-плотная в отличие от рыхлой глебы дождевиковых. При полном созревании превращается в порошок. Капиллиций отсутствует. Гимений правильного слоя не образует даже на ранних стадиях развития. Порядок включает девять родов. Наиболее распространены виды рода ложнодождевик — *Scleroderma*. В лесах разного типа очень часто встречается ложнодождевик обыкновенный — *S. aurantium* с толстой плотной бородавчатой или трещиноватой оболочкой и своеобразным пряным запахом (см. рис. 302). Гриб не съедобен, а в большом количестве даже ядовит. Зрелую глебу пизолитуса красильного — *Pisolithus tinctorius* из этого порядка в Южной Европе использовали для получения желтой краски.

Порядок тулостомовые — *Tulostomatales*. Молодые плодовые тела шаровидные, яйцевидные или грушевидные, с вытянутым

деревянистым стерильным основанием или — у части видов — при созревании с хорошо развитой деревянистой ножкой, на вершине которой формируется расширенная головка. Перидий двухслойный. Глеба сначала состоит из простых камер, разделенных хрупкими пленчатыми прослойками, затем превращается в порошок. Капиллиций имеется. Порядок включает восемь родов, в основном приуроченных к степным и пустынным зонам земного шара. Основные роды, представители которых описаны выше (с. 428), — тулостома — *Tulostoma*, баттарея — *Battarea*, феллориния — *Phellorinia* (рис. 305).

Порядок гнездовковые (нидуляриевые) — *Nidulariales*. Плодовые тела видов этого порядка значительно отличаются от плодовых тел других гастеромицетов. Они обычно небольшие (0,5—1,5 см), чашевидные, воронковидные, бокаловидные или колокольчатые, сидячие, покрытые однослойным или многослойным перидием. В них лежат, как яйца в гнезде, округлые тельца — перидиоли (см. рис. 303). Перидиоли формируются вследствие того, что бесплодная трама, образующая прослойки между камерами с гимением, разрушается в средних слоях. Те же ее слои, которые непосредственно окружают камеры, твердеют и образуют перидиоли, содержащие внутри базидиоспоры. Перидиоли или лежат в слизистой жидкости, вскоре высыхающей, или прикреплены к внутренней стенке перидия шнуром. Перидиоли шаровидные или линзовидные, темноокрашенные, часто с очень твердой оболочкой, внутренняя стенка которой выстлана неправильно расположенным гимением. Капиллиций отсутствует. Перидиоли выпадают из плодовых тел целиком, и споры освобождаются лишь после разрушения их оболочек.

Порядок включает пять родов, в основном сапротрофов на древесине, растительных остатках. Чаще всего их можно найти на валежнике, небольших гнилушках, остатках травянистых растений, реже на почве. Основные роды: гнездовка — *Nidularia*, бокальчик — *Cyathus*, круцибулум — *Crucibulum*, сфероболус — *Sphaerobolus*. Виды сфероболуса имеют очень мелкие плодовые тела — 1—2 мм ширины, растущие скученными группами и содержащие всего одну крупную перидиолю. У сфероболуса звездчатого — *S. stellatus* перидий многослойный, он звездчато разрывается от вершины к основанию на пять — восемь лопастей, после чего происходит быстрое выворачивание наизнанку внутреннего слоя — эндоперидия. Вследствие этого единственная перидиоля, не прикрепленная к эндоперидию, получает сильный толчок и выбрасывается из плодового тела (рис. 306).

У второй группы порядков гастеромицетов глеба обнажается рано, у зрелых плодовых тел она слизистая, кашеобразная, реже превращается в порошок, содержащий только споры без капиллиция. Гимений состоит из базидий, образующих более или менее правильный палисадный слой. Тип развития глебы одно- или многошляпочный, реже кораллоидный. Основные порядки следующие.

Порядок веселковые (фаллюсовые) — *Phallales*. Молодые плодовые тела шаровидные, яйцевидные или цилиндрические, одетые толстым светлоокрашенным перидием, у зрелых хорошо развит рецептакул различной формы, выходящий из перидия и несущий споронос-

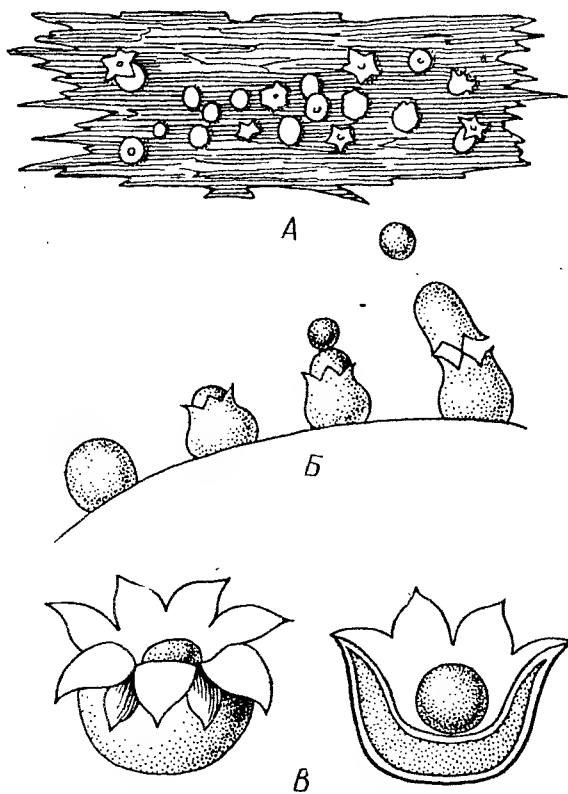


Рис. 306. Сфероболус — *Sphaerobolus*. Схема строения плодового тела и механизм отбрасывания перидиоли. А — внешний вид плодовых тел на субстрате; Б — последовательные стадии отбрасывания перидиоли; В — плодовое тело

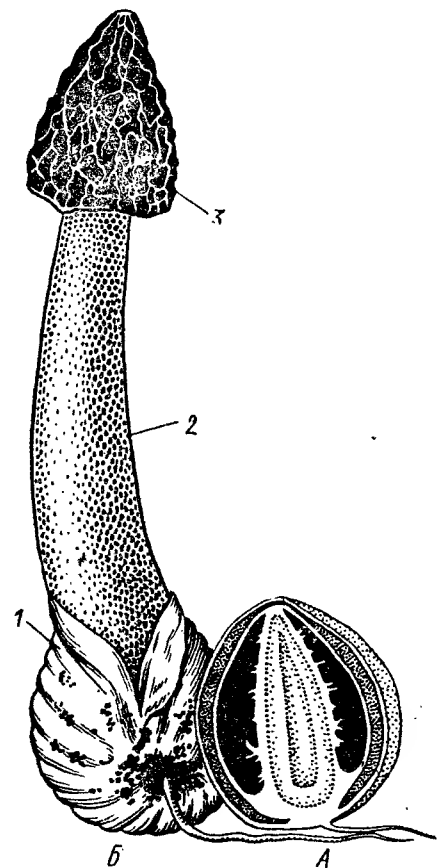


Рис. 307. Веселка обыкновенная — *Phallus impudicus*: А — стадия яйца в разрезе; Б — зрелое плодовое тело 1 — перидий, 2 — рецептакул, 3 — глеба

ную глебу. Глеба мясистая или желатинозная, вначале разделена на лабиринтовидные камеры. В зрелости глеба слизистая, так как камеры при ее созревании растворяются и вся она превращается в слизистую массу, содержащую споры. Виды порядка Phallales обладают резким неприятным запахом, связанным с разложением глебы. Частично этот запах, привлекающий насекомых — переносчиков спор, издает и рецептакул. Порядок включает около 20 родов, распространенных преимущественно в тропических областях земного шара. На территории СССР наиболее часто встречается веселка обыкновенная, растущая преимущественно в лиственных лесах. Молодое плодовое тело веселки, одетое белой оболочкой — перидием, имеет вид крупного яйца (рис. 307, А). Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть — рецептакул в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками (рис. 307, Б, 2). У вершины рецептакула в виде колокола, свободно надетого на него, обособляется спороносная глеба (рис. 307, Б, 3). При созревании рецептакул быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм/мин), разрывает оболочку и выносит на вершине зеленовато-оливковую глебу

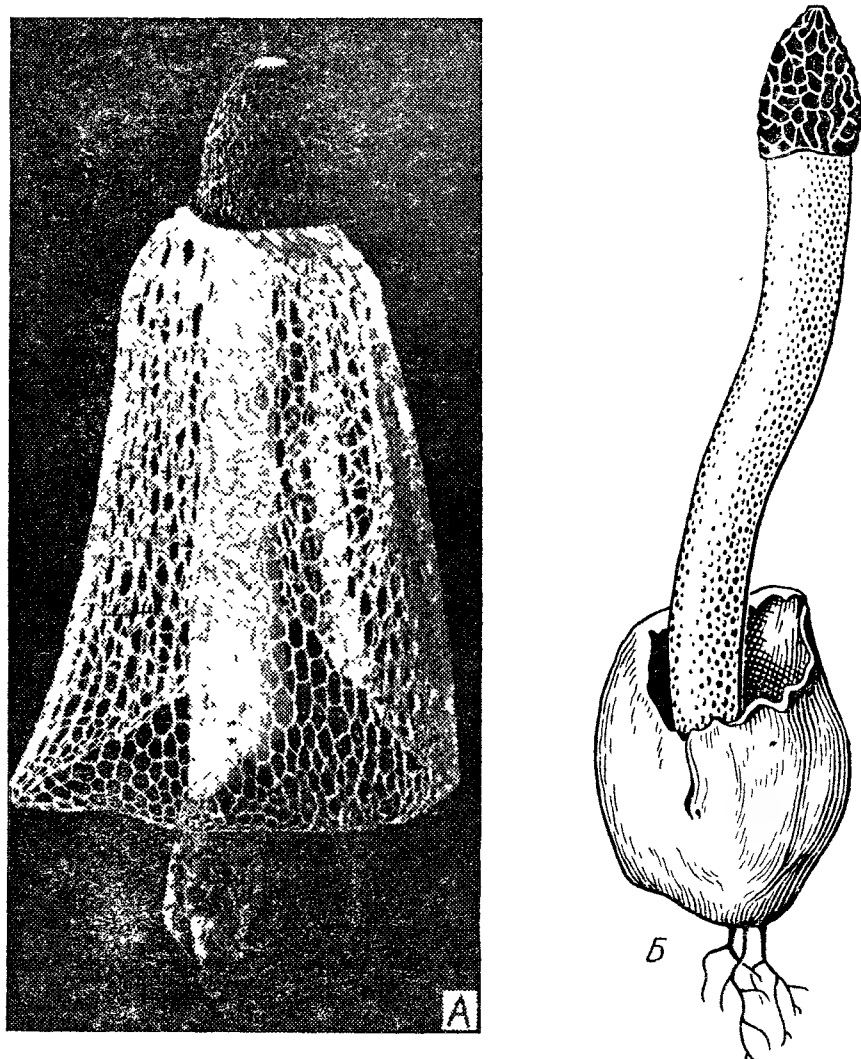


Рис. 308. А — сетконоска, или диктиофора — *Dictyophora duplicata*; Б — мутинус собачий — *Mutinus caninus*

виде конусовидной ячеистой шляпки (рис. 307, Б). Вскоре глеба расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую споры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его базидиоспоры. Веселку обыкновенную применяют в народной медицине как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло», при этом используют внутренний слизистый слой оболочки. Молодое плодовое тело в стадии яйца съедобно.

Для близкого к веселке рода диктиофора, или сетконоска, — *Dictyophora* характерен индузий — образование в виде ажурной сетчатой юбочки или колокола, спускающегося из-под шляпковидной глебы до половины или до конца рецептакула. На территории СССР известен один вид этого рода — диктиофора сдвоенная — *D. duplicata*, растущая в лесах Приморского края, Казахстана и юга Сибири (рис. 308, А). В зоне

широколиственных лесов большими группами встречается мутинус собачий — *Mutinus caninus*, по форме напоминающий веселку. Рецептакул бледно-оранжевый или красноватый, заострен в верхней части и переходит здесь в тонкую головку, покрытую оливковой глебой (рис. 308, Б). В лесах Закавказья и в Крыму изредка попадаются представители тропических родов: решеточник — *Clathrus* и цветохвостник — *Anthurus*. У решеточника красного *C. ruber* рецептакул в виде сетчатого или решетчатого яйцевидного образования ярко-красного цвета, с внутренней стороны которого находится темно-оливковая глеба, выстилающая его толстым слизистым слоем (рис. 309).

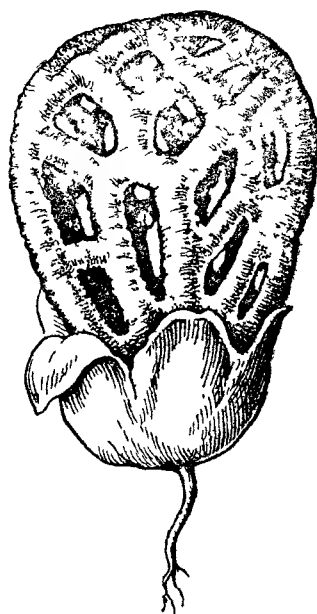


Рис. 309. Решеточник красный — *Clathrus ruber*



Рис. 310. Цветохвостник яванский — *Anthurus javanicus*

Цветохвостник яванский — *A. javanicus* имеет сходное строение, но его рецептакул несет короткую ножку. От нее вверх отходят три — восемь лопастей, сросшихся на вершине, отчего плодовое тело имеет веретеновидную форму (рис. 310). Снаружи лопасти розовато-красные, внутри покрыты оливковой глебой. Причудливые формы плодовых тел и контрастные яркие краски рецептакула, глебы, индузия (у видов рода диктиофора) придают плодовым телам веселковых очень своеобразный красивый вид, за что они получили у ботаников название «грибы-цветы» (рис. 311).

Порядок подаксовые — *Podaxales*. Молодые плодовые тела яйцевидные или цилиндрические, одетые перидием. Затем перидий разрывается и глеба приобретает вид шляпки, сидящей на центральной ножке. Тип развития глебы одношляпочный. Вначале глеба состоит из лабиринтовидных камер, из стенок которых затем образуются пластинки, прикрепленные к внутренней стороне перидия. У части родов пластинки сохраняются (род монтанея — *Montagnea*), а у другой части при полном созревании они превращаются в порошок (род подаксис — *Podaxis*). Порядок включает восемь родов, около 70 % видов которых обитают в степных и пустынных зонах земного шара. Монтанея песчаная — *M. arenaria* широко распространена в песчаных пустынях и степях (рис. 312). Ножка у этого вида тонкая, книзу сужается, а наверху расширяется и переходит в плоский шляпковидный диск с крупными чешуйками на поверхности. Глеба состоит из пластинок, которые радиально присоединены к внутренней стороне или краю диска. Пластины частые, немного извитые, твердые, черные, покрыты сплошным слоем гимения. При созревании они не превращаются в порошок, как

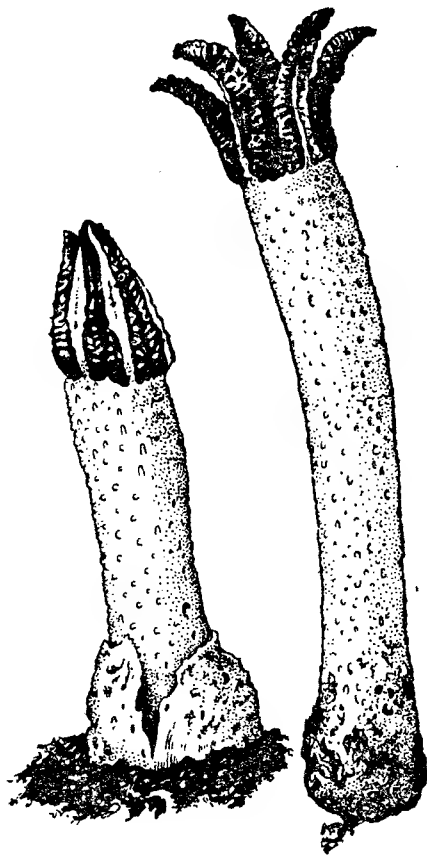


Рис. 311. Лизурус Грандера — *Lysurus granderi*

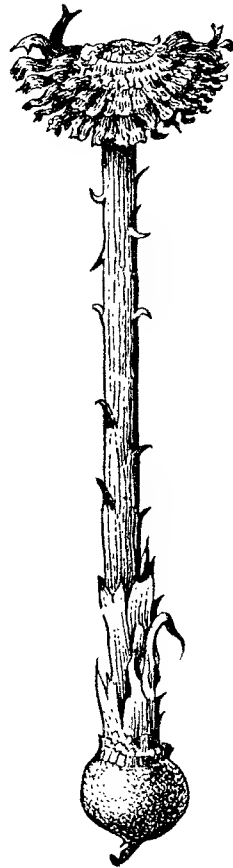


Рис. 312. Монтанея песчаная — *Montagnea arenaria*

у большинства гастеромицетов. Таким образом, внешне монтанея песчаная очень напоминает агариковый пластинчатый гриб, но по онтогенезу шляпки она ближе к гастеромицетам. Не исключено, что через такие виды гастеромицеты эволюционно связываются с гименомицетами, с порядком Agaricales, возможно, имея с ними общее происхождение от одного предка. Через такие виды устанавливаются родственные связи между отдельными группами агариковых грибов и гастеромицетами.

Несомненная филогенетическая близость агариковых грибов и гастеромицетов была отмечена микологами давно. Уже в систему агариковых грибов Р. Эйма (R. Heim, 1934) были введены неко-

торые гастеромицеты, имеющие родственные или переходные признаки с агариковыми грибами (одношляпочный тип развития глебы, активное отбрасывание спор, правильный гимений и т. д.). В настоящее время большинством микологов признается филогенетическая близость агариковых грибов и гастеромицетов (некоторых их групп). Однако в отношении направления эволюции этих групп нет единого мнения.

Еще в конце XIX в. сложилась классическая точка зрения, что гастеромицеты происходят от агариковых грибов, в частности от видов с хорошо развитым общим покрывалом типа *Amanita*. При этом среди агариковых грибов наиболее высокоорганизованными считались виды семейства Amanitaceae, а общим направлением эволюции плодовых тел в этих группах — возникновение и развитие общего покрывала у агариковых и его гомолога — перидия — у гастеромицетов как полезного новообразования, защищающего спороносную часть плодового тела. Однако уже тогда известный немецкий миколог О. Брефельд (1877, 1888) высказал противоположную точку зрения о происхождении агариковых грибов от предков древних гастеромицетов, таких, как виды порядка Podaxales. При этом общее покрывало агариковых рассматривается как рудимент перидия предков гастеромицетов. Это направление эволюции согласуется и с направлением развития глебы от

лакунарной к одношляпочной. В настоящее время эту гипотезу очень детально разрабатывают американские микологи Р. Зингер и А. Смит (1958, 1959, 1962, 1975), выявившие на большом морфологическом материале переходные формы гастеромицетов (в основном из порядка *Podaxales*) к видам порядка *Agaricales*, связывающие различные роды *Agaricales* с типичными гастеромицетами. В этом случае роды агариковых грибов с покрывалом и гемиангиокарпным развитием (например, семейство *Amanitaceae*) рассматриваются как более древние по сравнению с родами без покрывала и с гимнокарпным типом развития плодового тела, что способствовало активному отбрасыванию спор. Последнее (например, виды семейства *Russulaceae*) рассматриваются эволюционно как более молодые.

По теории Р. Зингера (1975), разделяемой большинством микологов, агариковые грибы находятся в стадии процветания. Это наиболее высокоорганизованная группа базидиальных грибов, происходящая в результате параллельной эволюции от предков гастеромицетов, близких к современным гастеромицетам из порядка *Podaxales*.

Что касается положения гастеромицетов в системе, то ряд микологов выделяют их в самостоятельный класс *Gasteromycetes* или в подкласс *Gasteromycetidae* в классе базидиальных грибов. Но поскольку это типичные базидиальные грибы, то целесообразнее оставить их в ранге группы порядков в классе *Basidiomycetes*, объединяющем все высшие грибы с экзогенным половым спороношением.

Значение гастеромицетов в природе то же, что и большинства грибов как гетеротрофных организмов, — разложение органических веществ. Гастеромицеты изучены относительно мало. Предстоит изучить их биологию, распространение, а в практическом плане исследовать их как продуценты антибиотиков и других биологически активных веществ.

ПОДКЛАСС ГЕТЕРОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — HETEROBASIDIOMYCETIDAE

Грибы этого подкласса имеют сложную многоклеточную, часто с очень крупными стеригмами базидию, дифференцированную на две части: нижнюю — (расширенную) — гипобазидию и верхнюю — эпибазидию (вырост гипобазидии). Эпибазидия состоит из двух — четырех клеток и отделена перегородкой от гипобазидии. Такая базидия называется гетеробазидией (см. рис. 271, Б, В, Г). Базидиоспоры одноклеточные или многоклеточные, прорастающие конидиями или вторичными спорами. Плодовые тела гетеробазидиомицетов студенистой консистенции, реже сухие, напоминают корочки, подушечки, коралловидные, роговидные, уховидные выросты. В сухую погоду они быстро теряют воду и становятся незаметными, но при повышенной влажности набухают и принимают характерные очертания. Большинство гетеробазидиомицетов сапротрофы, развивающиеся на гниющей древесине, но встречаются и как паразиты насекомых, грибов, зеленых растений. Они обитают от экватора до Арктики, но наибольшего разнообразия

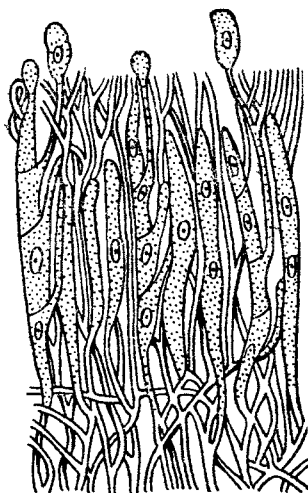


Рис. 313. Разрез через плодовое тело *Auricularia*

и распространения достигают в субтропиках и тропиках. Подкласс объединяет три небольших по объему порядка.

Порядок аурикуляриевые — Auriculariales

Грибы этого порядка имеют длинную цилиндрическую базидию, разделенную тремя поперечными перегородками на четыре клетки, расположенные друг над другом вертикально. Стеригмы клеток базидии неодинаковы по длине: они длиннее у нижних клеток и короче у верхних. По достижении стеригмами поверхности плодового тела на каждой из них образуется по одной базидиоспоре (рис. 313).

У грибов семейства септобазидиевые (*Septobasidiaceae*) имеется толстостенный пробазидий, проходящий перед образованием четырехклеточных базидий период покоя. Виды септобазидиум — *Septobasidium* развиваются на живых деревьях, пораженных щитовкой, часто паразитируя на этом насекомом. Под многолетними широкораспростертыми пленчатыми плодовыми телами септобазидиума карестианум — *S. carestianum*, растущими в европейской части СССР на ветвях ивы, ясеня, рябины, обнаруживаются зараженные и здоровые особи ивовой щитовки, находящиеся на разных стадиях развития. На щитовках паразитирует единственный вид рода урединелла — *Uredinella* урединелла кокцидиофага — *U. coccidiophaga*, отличающийся от видов *Septobasidium* однолетними плодовыми телами и толстостенными бурыми пробазидиями, из которых и развиваются четырехклеточные базидии.

Семейство аурикуляриевые (*Auriculariaceae*) объединяет грибы с разнообразной формой плодовых тел. Широкораспростертые (сухие или студенистые) плодовые тела характерны для видов рода геликоглоя — *Helicogloea*, поселяющихся на гнилой древесине; бугорковидные студенистые — для рода платиглоя — *Platygloea*, виды которого паразитируют на грибах; булавовидные, напоминающие рогатиковые грибы, — для рода *Eocronartium* с единственным видом *E. musicola*, паразитирующем на мухах; широкораспростертые с сильно искривленными базидиями — для видов рода геликобазидиум — *Helicobasidium*. Геликобазидиум пурпурный — *H. purpureum* развивается на гниющей древесине, а его несовершенная стадия — ризоктония крокорум — *Rhizoctonia crocorum* паразитирует на корнях многих возделываемых культур. Своеобразные уховидные студенистые плодовые тела характерны для видов рода аурикулярия — *Auricularia*. На отмерших ветвях бузины развивается аурикулярия уховидная — *A. auricula*, напоминающая ушную раковину человека, на ослабленных фруктовых деревьях — *A. mesenterica*, *A. cornea* и *A. polytrichia*, известные под названием «древесные уши», употребляемые в пищу народами Дальнего Востока и тихоокеанских островов.

Семейство флеогеновые (Phleogenaceae) характеризуется замкнутыми (ангиокарпными) плодовыми телами, напоминающими плодовые тела гастеромицетов. Флеогена буковая — *Phleogena faginea* развивается на отмершей коре лиственных пород и имеет очень мелкие головчатые плодовые тела (рис. 314).

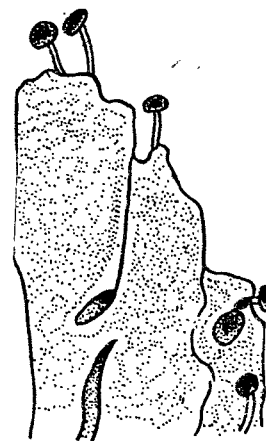


Рис. 314. Плодовые тела *Phleogena faginea*

Порядок дрожалковые — Tremellales

Порядок объединяет базидиомицеты, имеющие шаровидные или слегка продолговатые четырехклеточные базидии, разделенные продольными взаимно перпендикулярными перегородками на четыре клетки, лежащие рядом.

Семейство сиробазидиевые (Sirobasidiaceae) включает один род сиробазидиум — *Sirobasidium*, характеризующийся базидиями, располагающимися в цепочках. У них очень короткие стеригмы, поэтому базидиоспоры кажутся развивающимися непосредственно на базидии.

В семействе дрожалковые (Tremellaceae) базидии одиночные, образующиеся на фертильных гифах. Стеригмы отчетливо выражены, развиваются от каждой клетки базидии и выходят на поверхность плодового тела (рис. 315). Базидиоспоры прорастают вторичными спорами или конидиями, впоследствии почкующимися, в результате чего формируются дрожжевидные колонии. Эту стадию развития некоторые авторы по ряду хемотаксономических признаков (состав каротиноидов, содержание ГЦ-оснований и др.), микро- и макроморфологических характеристик сближают с аспорогенными дрожжами из рода криптококкус — *Cryptococcus*, считая их несовершенной стадией

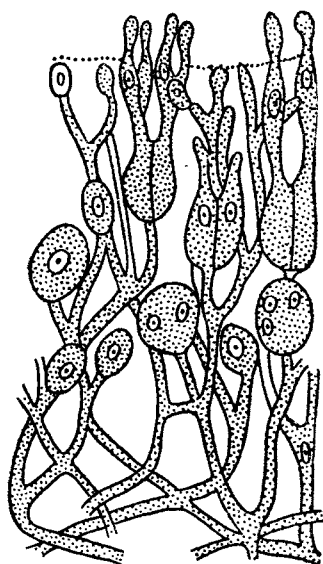


Рис. 315. Разрез через плодовое тело *Tremella*

отдельных родов порядка Tremellales. Плодовые тела разнообразны по форме и строению: от тонких, широкораспростертых до крупных, студенистых. Тонкие, широкораспростертые плодовые тела имеются у видов рода эксидиопсис — *Exidiopsis*, развивающихся на гниющей древесине. Эксидиопсис известковый — *E. calcea* образует крупные плоские плодовые тела серовато-белого цвета, зависящего от кристаллов оксалата кальция, покрывающих гифы гриба и образующихся в процессе обмена веществ. Виды эксидия — *Exidia* с крупными мармеладовидными коричневыми или черными плодовыми телами хорошо заметны во влажную погоду осенью и весной на отмерших веточках деревьев и кустарников. В сухую погоду они принимают вид корочек. Представители рода дрожалка — *Tremella* отличаются от предыдущего яркой (желтой, оранжевой) окраской плодовых тел и формой спор. У *Exidia* бази-

диоспоры алантоидные, а у *Tremella* — шаровидные или яйцевидные.

Большинство видов этих родов — сапротрофы на древесине (эксидия железистая — *Exidia glandulosa*, дрожалка оранжевая — *Tremella mesenterica*), но среди них есть и паразиты: дрожалки буковая — *T. faginea* на буке и гриболюбивая — *T. mycetophiloides* — микопаразит на афиллофоровых грибах.

Представители порядка дакримицетовые (*Dacrymycetales*) имеют неразделенные базидии.

У дакримицетов базидии цилиндрической формы, на конце вильчато разветвленные на два отростка, на каждом из которых развивается по одной базидиоспоре. У многих дакримицетов базидиоспоры многоклеточные. Плодовые тела дакримицетов разнообразны: широко-распростертые, булавовидные, кустовидные, студенистые, хрящеватые. Все они сапротрофы на древесных остатках. На опавших ветвях хвойных пород развивается дакримицес деликвесценс — *Dacrymyces deliquescens* в виде мягко-студенистых оранжевых или желтых бугорков и подушечек. Калоцера-вискоза — *Calocera viscosa* имеет роговидные кустисто разветвленные ярко-оранжевые плодовые тела, напоминающие рогатиковые, часто произрастающие на почве во влажных сырых местах (рис. 316).

Во всех разобранных систематических группах подкласса *Heterobasidiomycetidae* замечен параллелизм в форме плодовых тел: представители названных порядков имеют плодовые тела, напоминающие плодовые тела представителей других систематических групп класса *Basidiomycetes*. Это свидетельствует о том, что в процессе приспособления к условиям окружающей среды в отдаленных таксонах грибов в результате конвергентной эволюции возникают сходные по форме плодовые тела.

В пределах разбираемой группы можно проследить эволюцию плодовых тел от корочек, распростертых по субстрату, до кустовидно разветвленных и даже замкнутых плодовых тел, встречающихся в иных группах базидиомицетов.

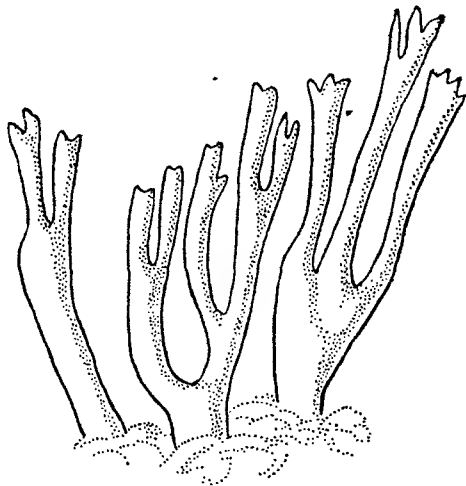


Рис. 316. Плодовое тело *Calocera viscosa*

В последнее время гетеробазидиальные грибы не всеми микологами рассматриваются как однородная монофилетическая группа, поэтому имеется тенденция ликвидировать этот подкласс или изменить его объем. При этом в подклассе *Heterobasidiomycetidae* остается только порядок *Tremellales*. Порядок *Auriculariales* переносится в следующий подкласс — *Teliobasidiomycetidae*, где он помещается вместе с головневыми и ржавчинными грибами на основании того, что все они имеют четырехклеточные базидии, а порядок *Dacrymycetales* в ранге семейства переносится в порядок *Aphyllophorales*, так как базидия этих грибов рассматривается как простая (холобазиди-

дия), а ее верхняя часть — эпибазидия — как всего лишь увеличенная стеригма. Однако сходство в строении спор, которым придается большое значение в систематике, а также в способе их прорастания, сложное строение базидии — многоклеточной или с крупными стеригмами — все это на данном этапе позволяет рассматривать гетеробазидиальные грибы как одну группу в ранге подкласса.

**ПОДКЛАСС ТЕЛИОБАЗИДИОМИЦЕТЫ,
ИЛИ СКЛЕРОБАЗИДИОМИЦЕТЫ, — TELIOBASIDIOMYCETIDAE,
SCLEROBASIDIOMYCETIDAE**

Подкласс включает базидиальные грибы, у которых базидия вырастает из толстостенной покоящейся клетки — телиоспоры, или телейтоспоры. Эти споры выполняют функции стадий, в виде которых гриб переносит неблагоприятные условия, а у большинства видов — зимует. Плодовых тел в подклассе нет, они утрачены вследствие паразитического образа жизни. Телиоспора рассматривается также как предшественник базидии — пробазидия.

Телиобазидиомицеты разделяют на два порядка: головневые — *Ustilaginales* и ржавчинные — *Uredinales*. Все грибы, входящие в этот подкласс, — паразиты растений.

Порядок головневые — *Ustilaginales*

Головневые грибы — паразиты многих цветковых растений. В СССР их насчитывается около 340 видов. Грибы эти поражают цветки (тычинки, завязи), семена, вызывая их разрушение (рис. 317), а также листья и стебли, иногда корни, на которых появляются характерные вздутия в виде полос или галлов темного цвета. Иногда наблюдается деформация всего растения или отдельных его органов.

Разрушенные репродуктивные органы превращаются в темную пылящую или мажущую массу — скопление покоящихся спор, называемых телиоспорами или головневыми спорами. Внешне это напоминает обгорелую головешку — отсюда и название порядка. Телиоспоры скапливаются также во вздутиях пораженных вегетативных органов.

Мицелий головневых грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, проникая в клетки при помощи гаусторий. Мицелий двухъядерный (дикариотический). Нахождение его в тканях до известного времени мало сказывается на внешнем облике растений. Например, при поражении головневым грибом растений овса до времени выколашивания больные растения отличаются от здоровых лишь небольшим отставанием в росте и только после появления метелок можно видеть, что вместо зерен колоски заполнены черной пылящей массой — телиоспорами гриба. У некоторых головневых грибов скопление телиоспор на вегетативных органах становится заметным вскоре после заражения растений, например при заражении кукурузы пузырчатой головней.

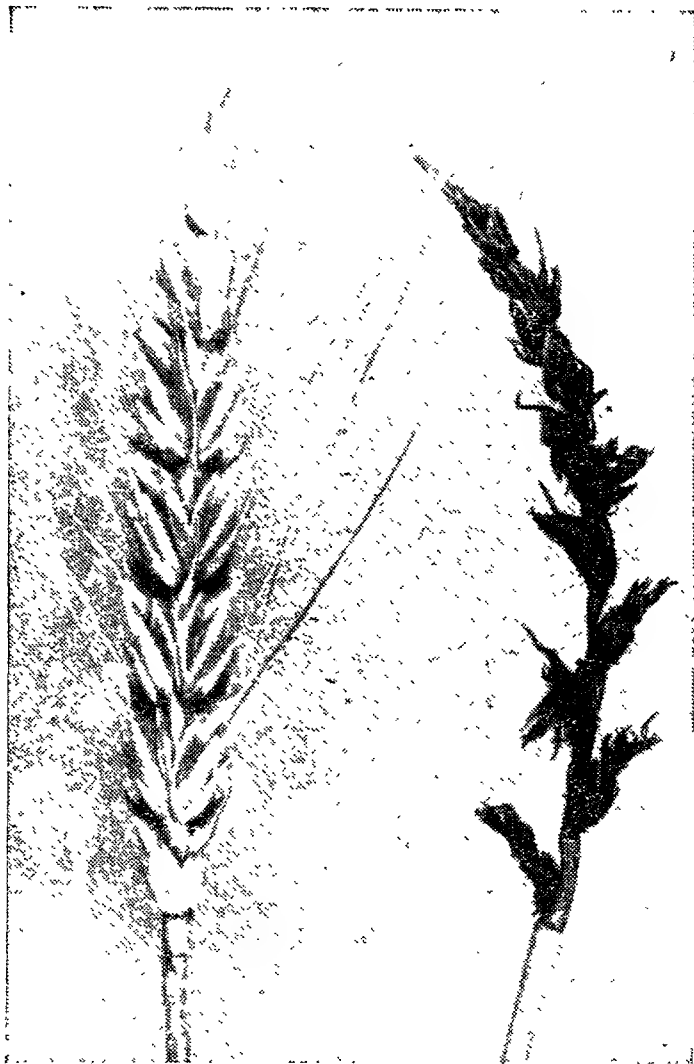


Рис. 317. Колос пшеницы, пораженный пыльной головней (слева здоровый колос). Фото Л. Ф. Тымченко

Телиоспоры прорастают четырехклеточной, реже одноклеточной базидией (рис. 318). Дальнейшее развитие гриба (после появления базидиоспор), а также образование двухъядерности у разных видов неодинаково и может быть сведено к трем основным типам.

У возбудителя головни проса — *Sphacelotheca panici-miliacei* телиоспоры прорастают четырехклеточной базидией, в которой редуционно делится ядро и образуются гаплоидные ядра; каждое из ядер переходит в развивающиеся базидиоспоры. Базидиоспоры или непосредственно копулируют между собой с образованием копуляционных мостиков, или сначала почкуются, а затем копуляция происходит уже между почкующимися клетками. В обоих случаях после копуляции развивается дикариотический мицелий. На базидии развивается равное количество базидиоспор с разными половыми знаками — «+» и «—», копулируют базидиоспоры только разных половых зна-

ков. Растения заражаются дикариотичным мицелием. Гриб прорывает ткани молодых проростков до их выхода на поверхность почвы. Затем мицелий проникает в конус нарастания, продвигается вверх, пронизывая узлы и междоузлия, и первое время не вызывает видимого угнетения растений.

Ко времени образования цветочной метелки мицелий гриба достигает ее и обильно там разрастается, используя богатые питательными веществами ткани, разрушая и вытесняя их. К этому времени мицелий распадается на отдельные клетки, одевающиеся темной оболочкой, — телиоспоры. Вначале телиоспоры двухъядерны, затем ядра сливаются (кариогамия) и образуется диплоидное ядро. Затем происходит редуционное деление ядра и переход гаплоидных ядер в развивающиеся базидиоспоры.

При выколашивании больных растений проса из влагалища верх-

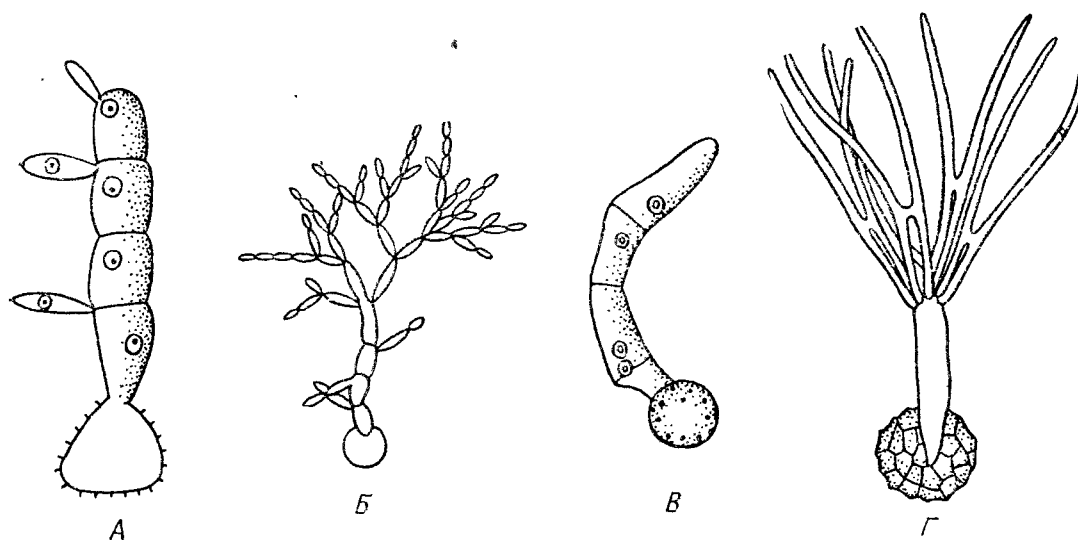


Рис. 318. Прорастание телиоспор головневых грибов. А — *Ustilago*; Б — *Ustilago zeae*; В — *U. nuda*; Г — *Tilletia tritici*

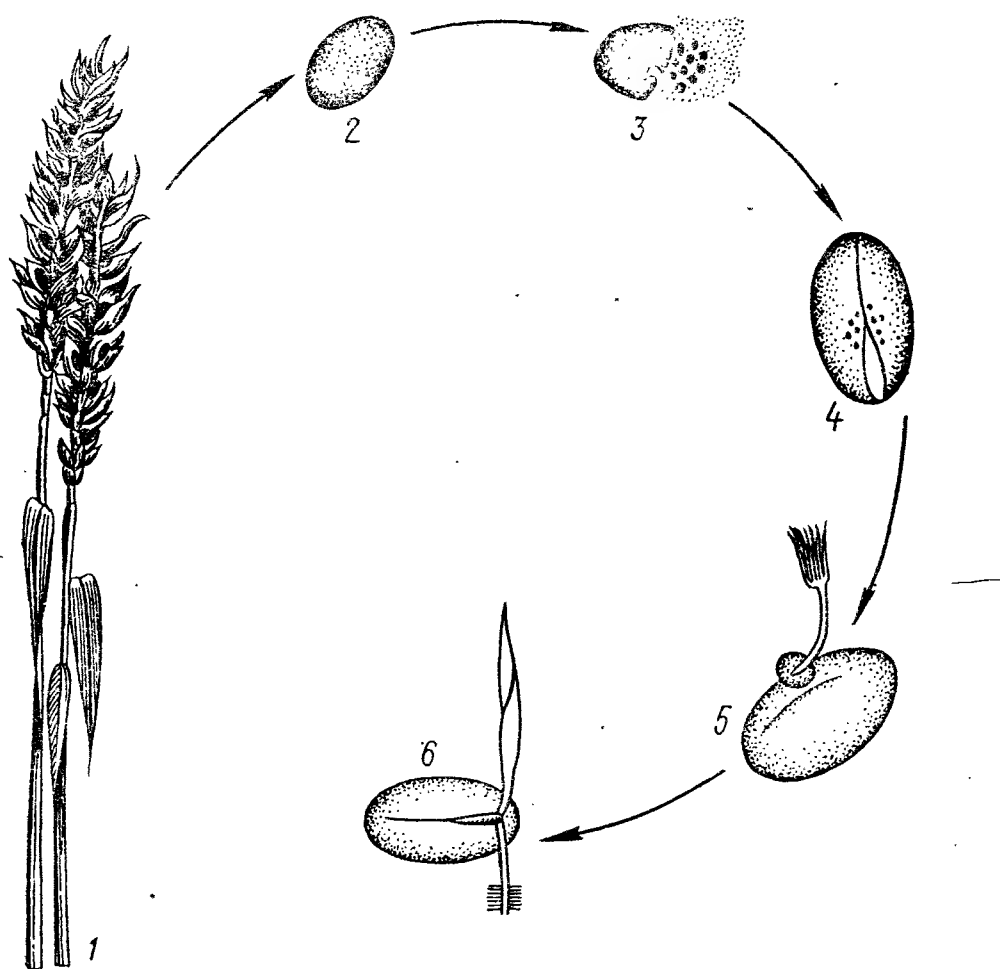


Рис. 319. Развитие твердой головки пшеницы (схема):
1 — колос пшеницы, пораженный головней, 2 — зерна, наполненные спорами (головневые мешочки), 3 — распыление спор из раздавленного зерна, 4 — спора на зерне пшеницы; 5 — прорастание спор на зерне, 6 — внедрение ростков гриба в проростки пшеницы

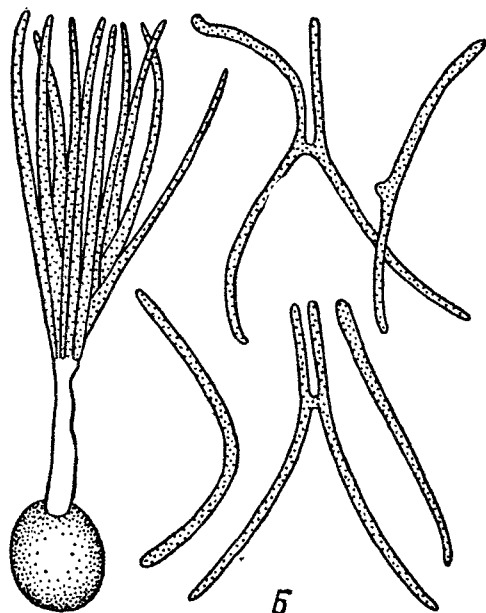
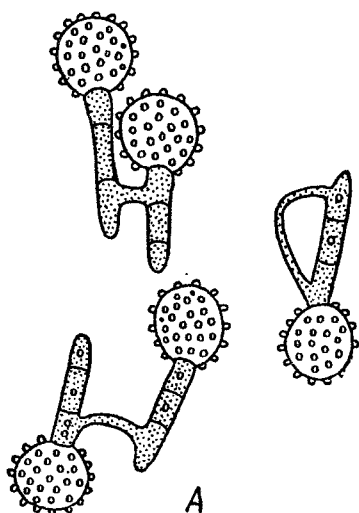


Рис. 320. Копуляция базидиоспор у головневых грибов. А — род *Ustilago*; Б — род *Tilletia*

ной клетки базидии вырастает дикариотический мицелий, по пыльцевой трубке проникающий в завязь. Однако это не мешает развитию семени, которое внешне кажется нормальным, хотя в тканях его эндосперма и в зародыше находится мицелий паразита. Зараженные семена, попав в почву, нормально прорастают и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. Однако по мере дальнейшего развития растения трогается в рост и мицелий гриба, проникающий в росток, распространяющийся в тканях по межклетникам и особенно обильно накапливающийся в конусе нарастания. Затем мицелий проникает в залагающийся

него листа вместо метелки выходит пузыревидное вздутие, состоящее главным образом из головневых спор, покрытое беловатой пленкой, состоящей из остатков мицелия. Пленка легко разрушается и споры высыпаются, особенно во время молотбы, прилипая к здоровым зернам. Попадая вместе с зернами проса в почву, споры прорастают, и развитие гриба продолжается так, как это указывалось на с. 440.

Заражение проростков возбудителями твердой головни пшеницы (рис. 319), стеблевой головни ржи, каменной головни ячменя, головни овса происходит также в почве. У овса прорастание телиоспоры в базидию и образование диплоидного мицелия наблюдается тотчас после попадания телиоспор под пленки зерен. Мицелий там зимует и после попадания семян в почву заражает проростки. Начальный период развития возбудителя карликовой головни пшеницы — *Tilletia controversa* проходит на поверхности почвы. Всходы пшеницы заражаются после выхода их на поверхность почвы.

У возбудителя пыльной головни пшеницы — *Ustilago tritici* и ячменя — *U. nuda* телиоспоры для дальнейшего развития должны попасть на рыльца цветков питающих растений, где они прорастают четырехклеточной базидией. Там происходит редукционное деление и образование гаплоидных ядер. Однако базидиоспоры здесь не развиваются, а дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую либо путем копуляции соседних клеток базидий (рис. 318, Б) или клеток соседних базидий (рис. 320, А). Из ставшей двухъядер-

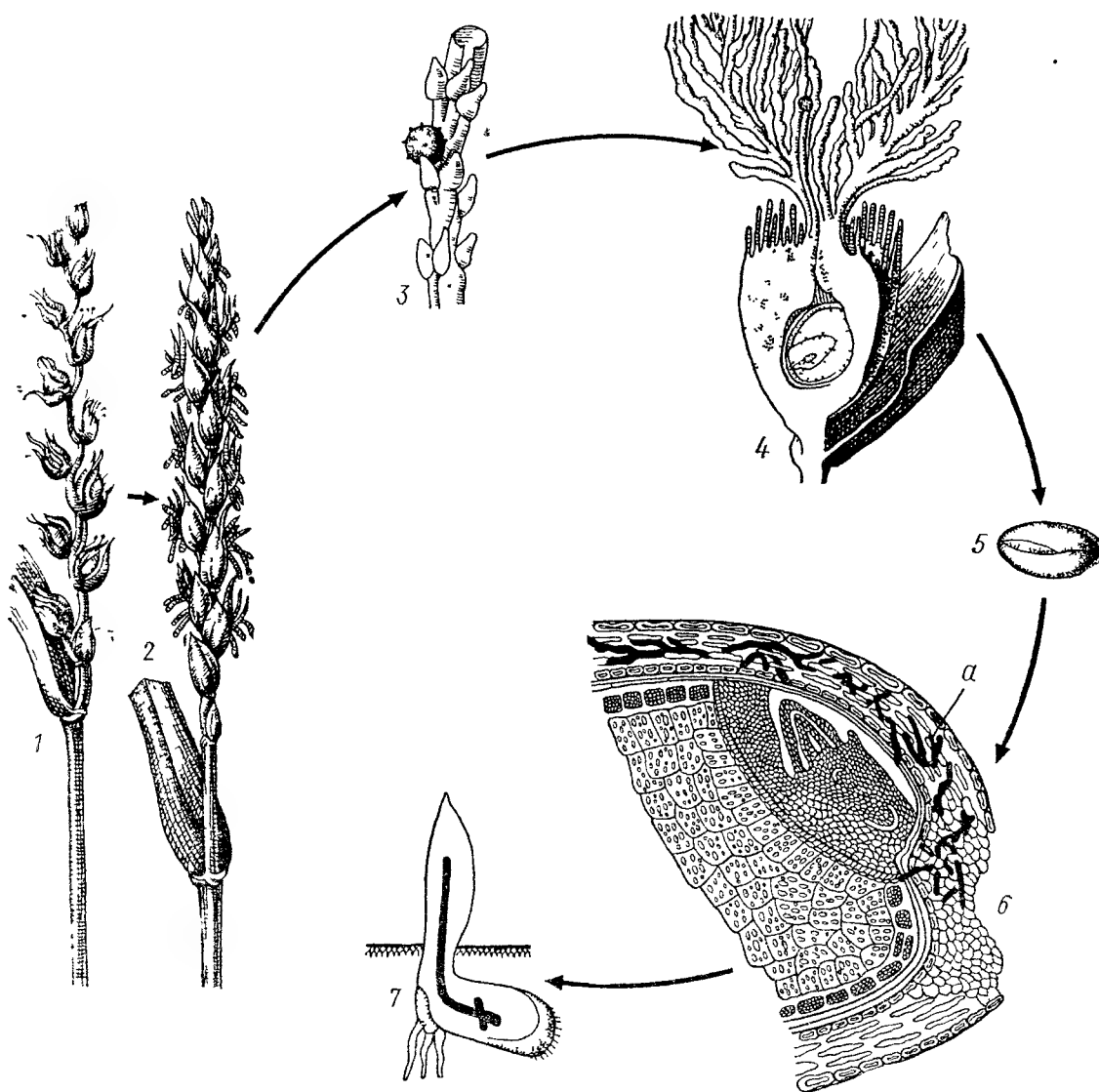


Рис. 321. Развитие возбудителя пыльной головки пшеницы (схема).

1, 2 — расселение и перенос спор на цветущие растения, 3 — споры на рыльце цветка, 4 — ростки гриба проникают в зародыш семени, 5 — зараженное зерно (внешне не отличается от здорового), 6 — срез зараженного зерна под микроскопом (в оболочке виден мицелий гриба — *a*), 7 — прорастание грибницы

колос, обильно там разрастается, разрушает зерна и колоски, в конце концов распадаясь на отдельные телиоспоры. В вышедшем из листового влагалища колосе сохраняются лишь стержень и сильно разрушенные боковые колоски. Остальные части колоса превращаются в темную пылящую массу телиоспор. Телиоспоры, способные прорасти без периода покоя, переносятся ветром на цветущие в это время колосья, заражая завязи так, как это описано выше (рис. 321).

Возбудитель пузырчатой головки кукурузы — *U. zeae* вызывает местные поражения различных органов растений (рис. 322): междоузлий стеблей, листьев, женских и мужских цветков. Заражаться могут как молодые, так и взрослые растения, однако у взрослых восприимчивы лишь молодые растущие ткани.



Рис. 322. Пузырчатая головня кукурузы (головневые вздутия на молодых растениях)

Телиоспоры возбудителя пузырчатой головни кукурузы — *U. zeae* прорастают четырехклеточной базидией. Базидиоспоры начинают почковаться еще на базидии, образуя цепочки постепенно отпадающих клеток (рис. 318, Б). Клетки эти воздушными течениями переносятся на те или иные органы растений кукурузы, где они копулируют, имея разные половые знаки («+» и «—»). Возникающий после копуляции дикариотичный мицелий и заражает растения. Проникнув в ткани, мицелий разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов или вздутий, заполненных телиоспорами паразита. Патологический рост вздутий — опухолей стимулируют образующиеся грибом ростовые вещества. Внутри опухоли мицелий обильно разрастается, разрушая ткань опухоли и распадаясь затем на отдельные телиоспоры. В начале образования опухоли масса спор прикрыта эпидермисом, после разрыва которого споры

рассеиваются воздушными течениями. Телиоспоры способны тотчас прорастать, вызывая новые заражения растений.

Головневые грибы разделяются на два семейства: устиляговые (*Ustilaginaceae*) с разделенной поперечными перегородками четырехклеточной базидией (фрагмобазидия) и тиллециевые (*Tilletiaceae*) с одноклеточной (не разделенной перегородками) базидией и базидиоспорами, развивающимися на ее конце (рис. 318, Г).

В семействе устиляговые наиболее распространен род устиляго — *Ustilago*, у представителей которого довольно крупные темноокрашенные шиповатые, реже гладкие телиоспоры. Грибы, относящиеся к этому роду, поражают главным образом репродуктивные органы. Известно около 350 видов рода *Ustilago*, из которых в СССР встречается около 120.

В этом же семействе у грибов рода сфацелотека — *Sphacelotheca* споровая масса вначале прикрыта оболочкой, состоящей из стерильных гиф и разрушенных тканей субстрата. Позднее оболочка разрывается и находящиеся под ней телиоспоры распыляются. Споры одиночные, коричневые или оливковые, чаще шиповатые. В роде около 30 видов.

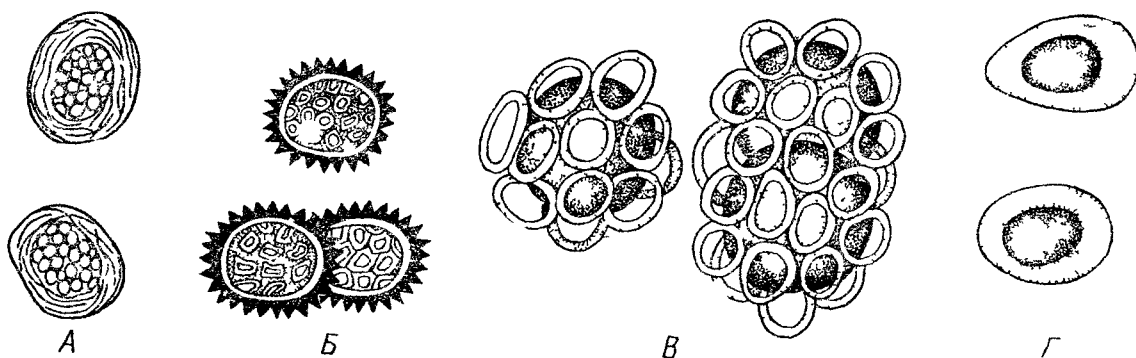


Рис. 323. Споры головневых грибов. А — *Sorosporium*; Б — *Tilletia*; B — *Urocystis*; Г — *Entyloma* (из С. Р. Шварцман)

У рода сороспориум — *Sorosporium* телиоспоры собраны в клубочки, окруженные студенистой оболочкой из нитевидных гиф, затем исчезающей, после чего клубочки легко распадаются. Телиоспоры разной формы — от шаровидной до угловатой, в массе темно- или светло-красновато-коричневые (рис. 323, А). Известно около 30 видов.

В семействе тиллециевые основной род тиллеция — *Tilletia*, включающий около 80 видов. Телиоспоры довольно крупные, большей частью легко распыляющиеся, округлые или овальные, образуются обычно в завязях, редко в других частях зараженных растений (рис. 323, Б). Споровая масса часто с селедочным запахом. Базидия одноклеточная, на ее вершине сидят четыре серповидные базидиоспоры, часто соединенные копуляционным каналом (рис. 320, Б). Род включает около 80 видов.

У рода уроцистис — *Urocystis* телиоспоры чаще формируются в надземных вегетативных органах питающих растений, редко на корнях и в соцветиях. Пораженные части растений искривляются, на них появляются черные полосы и вздутия, сперва прикрытые эпидермисом, который впоследствии разрывается. Телиоспоры соединены в округлые или эллипсоидальные клубочки (спорокучки) по пять — десять клеток, из которых одна-две центральные, более крупные и более темные, окружены несколькими более мелкими светлыми клетками (рис. 323, В). Прорастают только центральные клетки, остальные прорасти не способны. Базидия короткая, цилиндрическая, на вершине ее развивается пучок из нескольких базидиоспор. В роде около 60 видов.

В роде энтилома — *Entyloma* около 100 видов. Виды этого рода образуют на листьях, стеблях, цветоножках или черешках, редко на корнях растений пятна или вздутия, наполненные телиоспорами. Споры одиночные, от светло-желтых до коричневых, чаще с гладкой, иногда двухслойной оболочкой (рис. 323, Г).

О происхождении головневых грибов существуют различные предположения. Ряд ученых считает, что их предков следует искать среди некоторых групп сапротрофных дрожжеподобных организмов из видов лейкоспориум (*Leucosporium*), родоспориум (*Rhodosporiaceae*) или тиллетария (*Tilletiaria*). Основанием для этого служит сходство цикла раз-

вития этих организмов с циклом развития головневых, а также наличие у некоторых видов пряжек, характерных для головневых грибов.

Другие ученые считают, что головневые грибы произошли от простейших аурикуляриевых грибов с разделенной перегородками четырехклеточной базидией, развивающейся из пробазидии.

Одноклеточная базидия семейства тиллетиевых, возможно, развивалась из многоклеточной базидии, характерной для семейства устиляговых. Между ними есть переходные формы. У некоторых видов устиляговых, например у *Ustilago domestica*, базидиоспоры образуются не по одной из каждой клетки базидии, а почти одновременно в большом числе в виде мутовки базидиоспор. В то же время у *Tuburcinia orientalis* из тиллетиевых базидиоспоры формируются в верхней части базидии, отделенной от остальных частей перегородкой.

Как указывалось, у головневых грибов установлена тесная связь с питающим растением. У большинства видов это проявляется прежде всего в том, что гриб, проникнув в растение, до перехода к спорообразованию в завязях или других частях мало его угнетает. Пораженные головней растения кустятся несколько сильнее, чем здоровые. У них наблюдается небольшое укорачивание стебля. Действие гриба при поражении большинства хлебных злаков проявляется после проникновения его в репродуктивные органы. При этом колоски почти полностью разрушаются или от них сохраняются лишь осевые части, а у некоторых видов злаков остается лишь стержень колоса.

При сильном заспорении семян хлебных злаков телиоспорами всходы гибнут (например, при поражении пшеницы твердой головней). Поражение пшеницы и других злаков карликовой головней (*Tilletia controversa*) приводит к значительному отставанию больных растений в росте.

Вследствие параллельной эволюции головневых грибов и питающих растений у тех и других весьма близки требования к условиям жизни. Например, у возбудителя твердой головни пшеницы температурный оптимум для прорастания телиоспор и заражения растений близок с таковым для прорастания семян пшеницы. Поэтому когда после посева температура почвы близка к благоприятной для растения и паразита (около 12°C), поражение растений бывает особенно сильным.

У возбудителей пыльной головни пшеницы и ячменя, заражающих завязи, рассеивание телиоспор приурочено ко времени цветения. Это обеспечивает попадание инфекционного начала на восприимчивые части растений как раз в критический для заражения период.

Несмотря на приспособленность к облигатному паразитическому образу жизни, головневые грибы могут расти на синтетических питательных средах, а некоторые из них проходят там полный цикл развития до образования телиоспор. Попавшие в почву телиоспоры головневых грибов сохраняют там жизнеспособность до тех пор, пока не прорастут. Базидии и мицелий довольно быстро разрушаются почвенными микроорганизмами, поэтому значение почвенной инфекции при заражении злаков головней невелико. Главное значение имеет инфекция, находящаяся на семенах или внутри их.

Временами головневые грибы и в настоящее время наносят суще-

ственный вред хлебным злакам. Наиболее опасны в нашей стране следующие головневые грибы.

Пшеница. Пыльная головня — *Ustilago tritici*. Твердая или воющая головня: в северной и средней полосе эту болезнь вызывает *Tilletia caries*, в южной — *T. foetida*. Карликовая головня — *T. controversa*, местами стеблевая головня — *Urocystis tritici*.

Овес. Пыльная — *Ustilago avenae* и покрытая головня — *U. levis*.

Рожь. Стеблевая головня — *Urocystis occulta*.

Ячмень. Пыльная головня — *Ustilago nuda*, черная головня — *U. nigra*, каменная головня — *U. hordei*.

Кукуруза. Пузырчатая головня — *U. zeae*, пыльная головня — *Sorosporium reilianum*.

Просо. Пыльная головня — *Sphacelotheca panici-miliacei*.

Лук. Листовая головня — *Urocystis cepulae*.

Поскольку при поражении головневыми грибами многих злаков уничтожаются все зерна, вред от головневых на этих растениях равен числу пораженных колосьев. Однако иногда вред оказывается несколько выше, так как при сильном запылении зерна часть всходов погибает, за счет чего уменьшается число продуктивных растений. Вред от пузырчатой головни кукурузы зависит от числа головневых вздутий на растениях, а также от места их возникновения. Особенно вредоносно появление вздутий на початках и при основании стеблей.

Порядок ржавчинные — Uredinales

Грибы порядка — паразиты высших растений, широко распространенные в разных широтах. Их насчитывается около 5 тыс. видов.

У ржавчинных грибов известны несколько следующих друг за другом спороношений, оканчивающихся образованием покоящихся спор, называемых телейтоспорами¹. По своему биологическому значению эти споры соответствуют телиоспорам головневых грибов. Они прорастают в четырехклеточную базидию, клетки которой расположены одна над другой.

Мицелий ржавчинных грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, в клетки которых внедряются гаустории. Он содержит капли масла, окрашенные в оранжевый цвет пигментом, близким к каротину. Такие же капли масла имеются в спорах. Пораженные растения покрываются подушечками (пустулами) различных оттенков оранжевого или красно-бурого цвета, поэтому болезнь, вызываемая этими грибами, получила название ржавчины.

Цикл развития ржавчинных грибов удобно проследить на примере возбудителя стеблевой, линейной, или черной, ржавчины — *Puccinia graminis*, паразитирующей на барбарисе и на многих хлебных, кормовых и дикорастущих злаках.

¹ В настоящее время некоторые ученые предложили следующие обозначения спороношений ржавчинных грибов: эции и эциоспоры, урединии и урединиоспоры, телии и телиоспоры. В настоящей книге мы придерживаемся установившейся в нашей стране терминологии.

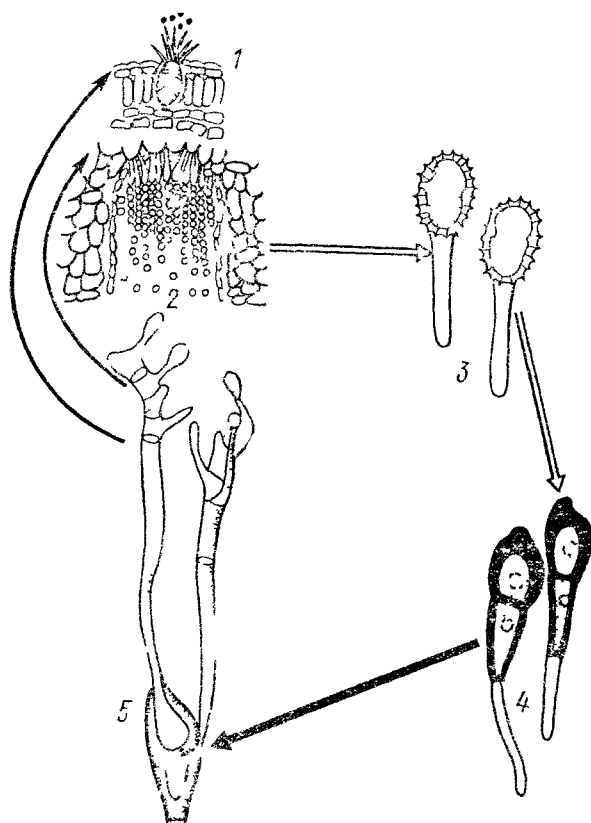


Рис. 321 Цикл развития стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia glumarum*

1 — пикнида и 2 — эциды на листе барбариса, 3 — уредоспоры и 4 — телентоспоры на стеблях злаков, 5 — прорастание телентоспоры в базидию с базидиоспорами

Развитие гриба начинается с прорастания зимующих на соломе телейтоспор и образования базидии с базидиоспорами. Перед этим происходит сначала кариогамия (образование диплоидного ядра), а затем редукционное деление. Гаплоидные ядра по одному попадают в каждую клетку базидии и каждая из них формирует одну базидиоспору, куда и переходят гаплоидные ядра. Базидиоспоры — маленькие тонкостенные клетки, сидящие на тонких стеригмах. При созревании они отбрасываются на некоторое расстояние и затем распространяются воздушными течениями. Для дальнейшего развития базидиоспоры должны попасть на листья барбариса, где формируется весенняя фаза развития возбудителя стеблевой ржавчины. После проникновения ростка базидиоспоры в ткань листа сначала появляются оранжевые пятна, образованные гипертрофированной тканью листа, пронизанной по межклетникам мицелием гриба с гаусториями, внедрившимися в клетки. Гифы состоят из одноядерных клеток с оранжевыми каплями масла

и принадлежат к гаплоидной стадии развития гриба. На таком мицелии в тканях закладываются два типа спороношений: на верхней поверхности листа пикниды (или спермогонии), на нижней — эциды (рис. 324). Первоначально оба типа спороношений представляют собой шаровидный клубок гаплоидных гиф. Пикниды в конечном итоге принимают вид кувшинов, в полости которых от стенок вырастают короткие спороносцы, несущие очень мелкие шаровидные споры, называемые пикноспорами или спермациями. Развиваясь, пикниды давят на верхний эпидермис листа, прорывают его и высовываются наружу в виде коротких гиф, называемых перифизами. К этим гифам прилипают пикноспоры (рис. 325). Между ними наружу выступает сахаристая пахучая жидкость с массой погруженных в нее пикноспор. Эта жидкость привлекает насекомых, на брюшке и лапках которых пикноспоры переносятся с одной пикниды на другую. Новых заражений пикноспоры не вызывают, но играют определенную роль в возникновении дикариотического мицелия, т. е. в половом процессе.

Базидиоспоры ржавчинных грибов раздельнополы. На базидии образуется по две споры разных половых знаков (всего четыре споры). Каждая из них дает гаплоидный мицелий своего полового знака, кото-

рый сам по себе не может перейти в дикариотическое состояние, так как клетки одного и того же полового знака не могут сливаться друг с другом. Для того чтобы образовался дикариотический мицелий, необходимо, чтобы пикноспоры одного полового знака были перенесены на пикниду противоположного полового знака. В соке чужой пикниды пикноспоры прорастают, развивая там гаплоидный мицелий, проникающий в лист. Там его гифы, срастаясь с гифами другого знака, образуют зачатки эцидиального (двухъядерного) спороношения.

Возможно также, что на одном и том же листе появляются два спермогония, возникающие в результате заражения базидиоспорами разных половых знаков. Межклеточные мицелии их в толще листа срастаются, образуя дикариотический мицелий, дающий начало двухъядерным гифам, на которых развиваются эцидиоспоры (эцидиальное спороношение).

Эцидии первоначально дифференцируются на две части: обращенную к нижнему эпидермису — стерильную, сложенную из крупных, бедных содержимым пузыревидных клеток, и плодущую, сложенную из гиф, богатых цитоплазмой. В цитоплазме появляются двухъядерные клетки, возникающие от слияния двух одноядерных, происходящих в свою очередь от соединения гаплоидных гиф разных половых знаков. Каждая двухъядерная клетка, называемая базальной, начинает отшнуровывать на своем конце цепочку эцидиоспор, или весенних спор. При этом оба ядра базальной клетки делятся одновременно и параллельно, и кончик ее отделяется в виде двухъядерной клетки, представляющей материнскую клетку эцидиоспоры. Затем таким же образом отшнуровывается вторая клетка, за ней третья и т. д. Материнская клетка эцидиоспор делится (каждая) на две двухъядерные неравные по объему клетки. У верхней, более крупной, вырабатывается толстая оболочка, и она превращается в эцидиоспору, нижняя — промежуточная клетка — остается тонкостенной и позднее разрушается.

Краевые базальные клетки, располагающиеся кольцом вокруг всего палисадного слоя, также отчленяют цепочки двухъядерных клеток, которые, срастаясь

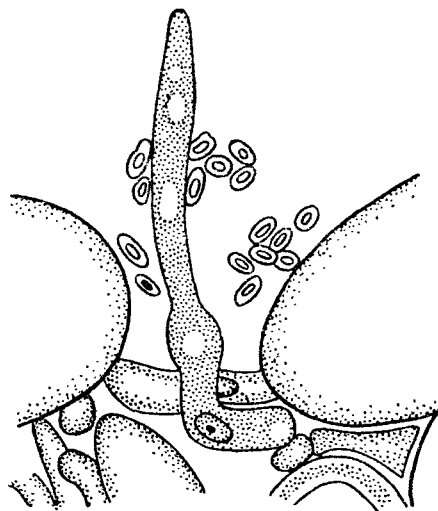


Рис. 325. Пикноспоры ржавчинного гриба, прилипшие к высунувшейся на поверхность листа гифе гаплоидного мицелия

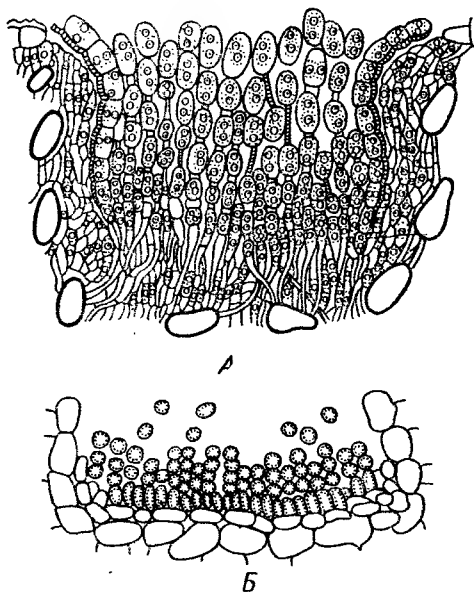


Рис. 326. Типы эцидиев ржавчинных грибов. А — эцидий; Б — цеома



Рис. 327. Уредоспора при увеличении в 3900 раз. В центре видны два ядра (по Ю. М. Плотниковой и М. А. Сассен)

друг с другом, формируют однослойную оболочку, или перидий. Конечные эцидиоспоры претерпевают такое же изменение, образуя крышу перидия, срастающуюся с его боковыми стенками. Эцидиоспоры, окруженные перидием и его крышей, называются эцидиями. Нарастающие своим основанием базальные клетки в конечном итоге разрывают нижний эпидермис листа и выдвигаются наружу. Крыша перидия разрывается, края его отворачиваются в виде лопастей, и эцидий принимает форму урны, заполненной оранжевыми эцидиоспорами, по мере созревания выпадающими наружу и распространяющимися по воздуху (рис. 326, А).

У некоторых видов ржавчинных грибов перидий не образуется, а эцидиоспоры, тоже цепочками, сидят на поверхности плоского сплетения гиф. Такой тип эцидиального спороношения называется цеомой (рис. 326, Б). Эцидиоспоры округлые, двухъядерные. Заражать барбарис они не могут и для дальнейшего развития должны попасть на листья или стебли злаков, например на пшеницу. Здесь эцидиоспоры

прорастают, и ростки их через устьица проникают в ткани, где формируется межклеточный дикариотичный мицелий с гаусториями. На таком двухъядерном мицелии развивается летнее спороношение гриба — уредоспоры. Каждая уредоспора сидит на клетке-ножке (рис. 327). Под давлением уредоспороношений эпидермис листа или стебля разрывается, обнажая желтые, бурые, кирпично-красные или оранжевые подушечки уредоспор — то, что называется ржавчиной.

Уредоспоры отрываются от своих ножек, рассиваются в воздухе и могут снова заражать злаки. Прорастая, они развивают диплоидный мицелий, проникающий через устьица в ткани растений. Через несколько дней снова образуются уредоспоры, вызывающие новые заражения растений. Таких новых поколений уредоспор за лето может быть до десяти. Чем быстрее проходит период от заражения до возникновения нового поколения уредоспор, тем сильнее развивается на злаках ржавчина.

По мере истощения питательного субстрата (растения) на том же дикариотическом мицелии возникают новые спороношения — телейтоспоры, или зимние споры. У возбудителя стеблевой ржавчины они двухклеточные, сидят на ножке, каждая из клеток первоначально имеет по два ядра, позднее сливающихся в одно диплоидное ядро. Оболочки телейтоспор толстые, темно-бурые, с одной ростковой порой в каждой клетке. При поражении злаков стеблевой ржавчиной к концу вегетации подушечки телейтоспор покрывают стебли и листовые влагалища черными продольными полосами. Поэтому этот вид ржавчины называется также черной и линейной.

Телейтоспоры возбудителя стеблевой ржавчины служат для перезимовки гриба, прорастая лишь после периода покоя. Зимуют они на стерне или соломе (в скирдах), а на диких злаках также на стоящих зимующих стеблях. На соломе, лежащей на земле, телейтоспоры к весне почти всегда погибают от воздействия почвенных микроорганизмов. Весной каждая клетка телейтоспоры прорастает четырехклеточной базидией (рис. 328), куда переходит диплоидное ядро, делящееся затем редукционно два раза. Далее образуются базидиоспоры, заражающие барбарис, на котором развиваются пикниды и эцидии (см. с. 448).

Таким образом, цикл развития возбудителя стеблевой ржавчины включает следующие типы спороношений: 0 — пикниды с пикноспорами, не вызывающими заражения растений, но участвующими в половом процессе (диплоидизации мицелия); I — эцидии с эцидиоспорами; II — уредоспороношения (несколько поколений); III — телейтоспороношения; IV — базидии с базидиоспорами (рис. 329).

Гаплоидная фаза начинается с базидий и базидиоспор. В результате заражения растений базидиоспорами развивается гаплоидный ми-

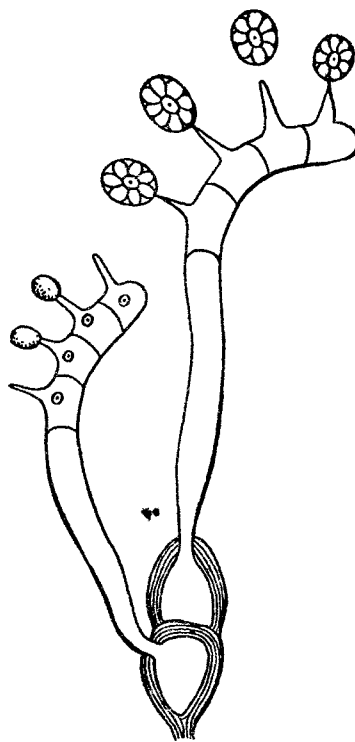


Рис. 328. Прорастание телейтоспор *Puccinia fragmobasidia* с базидиоспорами

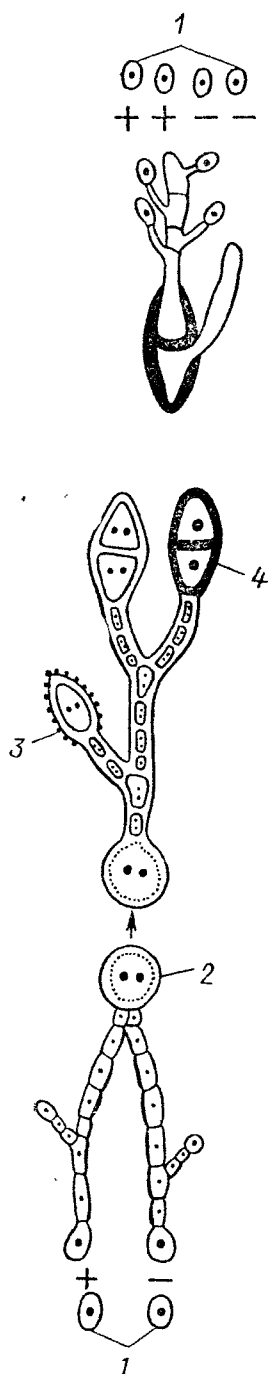


Рис. 329. Схема смены ядерных фаз у *Puccinia graminis*. Тонким контуром обведена гаплоидная фаза; двойным тонким контуром — дикариофит; жирным контуром — фаза, содержащая диплоидные ядра;

1 — базидиоспора, 2 — эцидиоспора, 3 — уредоспора, 4 — телейтоспора

целий и закладываются споронии, в которых пикниды остаются гаплоидными. Диплоидная фаза начинается со слияния двух гаплоидных мицелиев с разными половыми знаками. На этом мицелии закладываются диплоидные (дикариотические) эцидиоспоры, заражающие злаки, где развивается несколько поколений уредоспор, а затем и телейтоспор. В телейтоспорах происходит кариогамия, а при развитии базидии и переходе туда диплоидного ядра — редукционное деление и развитие гаплоидных базидиоспор.

Пикниды и эцидии образуются на барбарисе, уредо- и телейтоспороношения — на злаках. Развитие разных стадий ржавчинных грибов на различных растениях носит название разнохо-

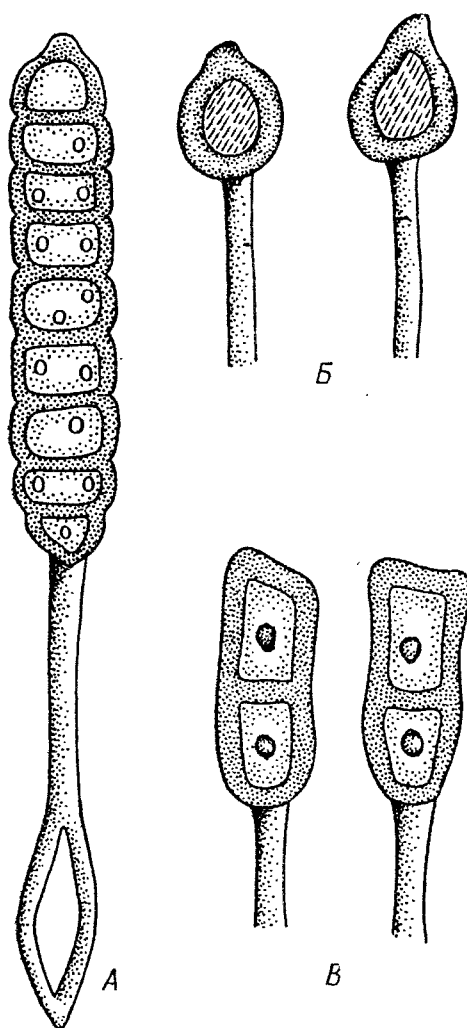


Рис. 330. Телейтоспоры разных родов ржавчинных грибов. А — *Phragmidium*; Б — *Uromyces*; В — *Puccinia*

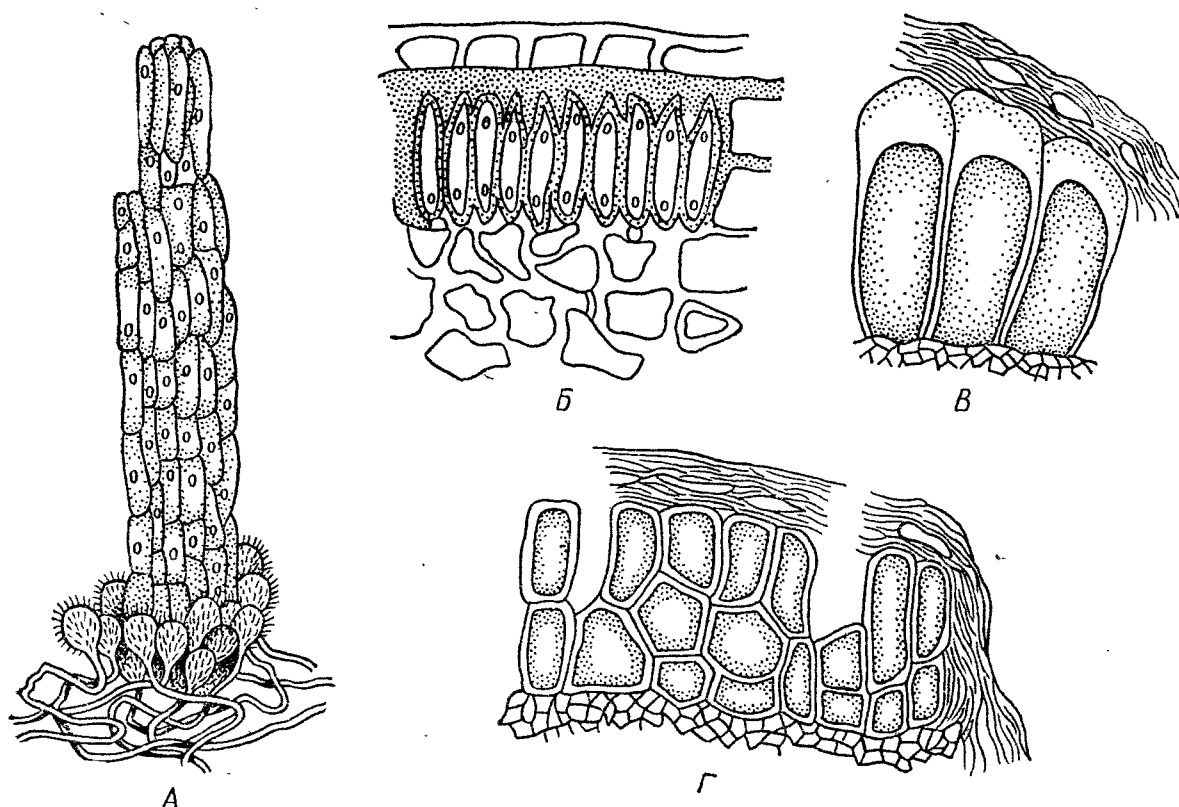


Рис. 331. Телейтоспоры ржавчинных грибов семейства Melampsoraceae. А — *Cronartium*; Б — *Melampsora*; В — *Coleosporium*; Г — *Chrysomyxa*

заяинности. Разнохозяйинность свойственна многим ржавчинным грибам, однако среди них есть виды, все стадии развития которых проходят на одном и том же растении. Такие грибы называют однохозяйинными. К ним относятся ржавчинные грибы, поражающие подсолнечник, лен, малину и др.

У ржавчинных грибов, имеющих все указанные выше стадии, цикл развития называется полным. Однако есть виды, у которых та или иная стадия выпадает. Они относятся к грибам с неполным циклом развития. Например, у возбудителя ржавчины груши известны только 0, I, III и IV стадии, у возбудителя желтой ржавчины злаков неизвестны 0 и I стадии.

Порядок ржавчинные грибы — Uredinales делят на два семейства.

Семейство пукциниевые — Pucciniaceae. Телейтоспоры одиночные, у немногих — в цепочках, на ножках (рис. 330) с промежуточными клетками. Грибы, относящиеся к этому семейству, паразитируют на покрытосеменных растениях, среди них есть как разнохозяйинные, так и однохозяйинные виды. Наиболее распространены следующие роды.

Род уромисес — *Uromyces* насчитывает свыше 500 видов. Телейтоспоры одноклеточные (рис. 330, Б), эцидий с перидием. Виды рода часто паразитируют на бобовых растениях (уредо- и телейтостадии) и на молочаях (эцидии).

Род пукцинция — *Puccinia* содержит около 2000 видов. Телейто-

споры двуклеточные, эцидии с перидием. Паразитируют на злаках, многих видах двудольных.

Род фрагмидиум — *Phragmidium*. Телейтоспоры из трех и более клеток, расположенных одна над другой (рис. 330, А), эцидии без перидия (типа цеома). Все виды этого рода однохозяйные, паразитируют на розоцветных (малина, ежевика, роза и т. д.).

Род гимноспорангиум — *Gymnosporangium*. Телейтоспоры двуклеточные на длинных ослизняющихся ножках, сливающиеся в общую студенистую массу. Эцидии с перидием. Большинство видов разнохозяйные с неполным циклом развития. Паразитируют на розоцветных (яблоня, груша, рябина и др.). Эцидии развиваются на видах розоцветных, телейтоспоры — на видах можжевельника.

Семейство мелампсоровые — *Melampsoraceae*. Телейтоспоры без ножек, срастаются боками в плоские корочки или имеют вид цепочек, образующих столбик или колонку (рис. 331). Большинство видов разнохозяйные. Эцидии развиваются чаще на хвойных, уредо- и телейтоспоры — на двудольных, а у ряда видов — на папоротниках. Среди мелампсоровых есть и однохозяйные виды, паразитирующие на двудольных.

Наиболее широко представлены следующие роды.

Род мелампсора — *Melampsora*. Телейтоспоры срастаются в плоскую корочку, эцидии без перидия (типа цеома). Среди грибов этого рода есть однохозяйные виды, паразитирующие на двудольных, и разнохозяйные, поражающие хвойные и двудольные.

Телейтоспоры видов рода кронарциум — *Cronartium* в цепочках, сросшихся в колонку, эцидии с перидием. Все виды разнохозяйные, пикниды и эцидии развиваются на хвойных, уредо- и телейтоспоры — на двудольных.

У видов рода колеоспориум — *Coleosporium* — телейтоспоры, сросшиеся в плоскую корочку, базидия развивается внутри корочки путем деления телейтоспор на четыре клетки. Все виды разнохозяйные. На хвойных развиваются гаплоидные стадии, на двудольных — уредо- и телейтоспороношения.

Род хризомикса — *Chrysomyxa*. Телейтоспоры в свободных ветвящихся цепочках, эцидии с перидием. Большинство видов — разнохозяйные паразиты на хвойных и двудольных.

* * *

Все ржавчинные грибы — облигатные паразиты растений, в природе не способные к сапротрофному существованию. Все стадии их развития проходят на живых растениях. Лишь телейтоспоры, образующие базидиоспоры, в большинстве случаев находятся на отмерших частях растений (соломе, стерне, остатках листьев и т. п.). В настоящее время некоторые ржавчинные грибы удалось культивировать на синтетических питательных средах, содержащих главным образом дрожжевой экстракт.

На первых этапах заражения растений ржавчинные грибы не убивают ткани, в которые они проникли. Только в конце вегетации расте-

ний, когда гриб переходит к спороношению, появляются участки отмирающих тканей. Однако при видимом отсутствии вреда гриб извлекает из растений нужные ему питательные вещества, ослабляя и снижая их продуктивность.

Известно местное, локальное поражение растений ржавчинными грибами, когда их мицелий распространяется на небольшое расстояние от места проникновения ростков тех или иных спор гриба. На этом же участке появляются и его пустулы.

У ряда видов мицелий диффузный, пронизывающий все растение и часто вызывающий его угнетение и деформацию. Это хорошо заметно при поражении молочаев эцидиальной стадией ржавчинника — *Uromyces pisi*. Мицелий его зимует в корневищах молочаев, проникая затем в отрастающие побеги, причем зараженные побеги сильно видоизменяются. У этого же вида гриба диплоидный мицелий (уредо- и телейтостадии) при поражении гороха дает локальное поражение.

Некоторые виды ржавчинных грибов в тканях зараженных растений развивают многолетний мицелий, на котором каждую весну появляются спороношения. Например, при поражении можжевельника возбудитель грушевой ржавчины образует мицелий, проникающий в древесину и вызывающий небольшую припухлость ветвей в месте заражения. Эти места весной ослизняются и на них ежегодно в течение ряда лет развиваются телейтоспоры гриба. Этот же вид, паразитирующий на грушах, вызывает локальное поражение.

Виды ржавчинных грибов обычно заражают один или несколько близкородственных видов растений. Например, возбудитель ржавчины груш паразитирует только на этом растении, возбудитель ржавчины яблони — только на яблоне. Возбудитель стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia graminis*, паразитирующий на многих видах из этого семейства, состоит из ряда специализированных форм (*forma specialis*), почти неотличимых по морфологии (размерам и форме спор), но способных заражать лишь определенные виды злаков. Из многочисленных форм возбудителя стеблевой ржавчины в СССР чаще всего встречаются следующие: *f. sp. tritici* паразитирует на пшенице, редко на ржи; *f. sp. secalis* — на ржи, ячмене и некоторых видах пырея; *f. sp. avenae* — на овсе и некоторых злаках трибы *Avenae*; *f. sp. phlei-pratensis* — на тимopheевке, лисохвосте и др.

Все эти формы имеют полный цикл развития с эцидиями на барбарисе и уредо- и телейтостадиями на соответствующих видах злаков. Однако биология каждой формы имеет некоторую специфику, связанную с биологическими особенностями питающих растений. Так, *f. sp. secalis* может зимовать в виде уредомицелия в корневищах некоторых видов пырея и с них переходит на рожь и ячмень; *f. sp. tritici* более других связана с видами барбариса и часто заражает пшеницу, попадая сначала на дикорастущие злаки и т. д.

Специализация возбудителя стеблевой ржавчины идет дальше. В составе каждой специализированной формы имеются более мелкие специализированные единицы — физиологические расы, способные паразитировать только на определенном сорте или группе генетически близких сортов. У этого вида ржавчины сейчас известно более 300 физио-

логических рас. Такого же рода физиологические расы известны у возбудителей других ржавчинных грибов: бурой и желтой ржавчины пшеницы, корончатой ржавчины овса, ржавчины льна и др. Выявление рас, распространенных в том или ином районе, проводится при помощи искусственного заражения специального стандартного набора сортов.

Новые расы возникают путем гибридизации у тех грибов, у которых имеет место половой процесс или мутации. Значение образования грибами физиологических рас очень велико, так как приводит к поражению устойчивых к ржавчине сортов.

Происхождение разнохозяйности у ржавчинных грибов не ясно. Вероятно, это свойство более раннее (древнее), чем однохозяйность. На это указывает тот факт, что в более примитивном семействе мелампсоровые почти все виды разнохозяйные, причем среди хозяев есть хвойные и папоротники — древнейшие представители высших растений. Ни на тех, ни на других ржавчинники семейства пукциниевые не паразитируют. Кроме того, разнохозяйность ставит развитие гриба в зависимость от присутствия поблизости друг от друга обоих хозяев, что не всегда имеет место. Поэтому переход к однохозяйности можно считать прогрессивным. В качестве примера можно указать на сборный вид *Melampsora salicis*, многие формы которого обходятся без промежуточного хозяина, существуя только в уредо- и телейтостадии на ивах, где грибы зимуют в виде мицелия.

Однако часть ученых считают, что однохозяйность первична. В какое-то время появились мутанты эцидиоспор или базидиоспор, способные заражать другие виды растений. При этом на одном (старом или новом) хозяине стала паразитировать гаплоидная фаза гриба, на другом — диплоидная. Разные ученые неодинаково трактуют вопрос о том, кто был первичным хозяином — эцидиальный или тот, на котором развиваются уредо- и телейтоспоры.

Следует указать, что при разнохозяйности удлиняется время развития гриба, что важно в тех случаях, когда одно из питающих растений быстро заканчивает вегетацию и гриб не успевает пройти на нем все стадии развития. Например, возбудитель ржавчины сливы — *Puccinia pruni-spinosae* начинает свое развитие — образование пикнид и эцидиев — на ветренице, довольно быстро заканчивающей вегетацию. Однако эцидиоспоры с этого растения заражают листья сливы, где гриб продолжает свое развитие, но уже в диплоидной фазе (уредо- и телейтоспоры).

В СССР на хлебных злаках помимо уже упоминавшейся стеблевой ржавчины паразитирует еще несколько видов ржавчинных грибов, приносящих существенный вред. Наиболее широко распространена и вредоносна бурая листовая ржавчина пшеницы — *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Эцидиальный хозяин ее василистник — *Thalictrum*, уредо- и телейтоспороношения развиваются на пшенице. Этот гриб редко проходит полный цикл развития. Зимует он в виде уредоспор или уредомицелия (дикариотического) на озимой пшенице. Таким образом он ряд лет может существовать только в дикариотической фазе. Указанное явление — своеобразная адаптивная эволюция: изменение биологии гриба в связи с особенностями развития его хозяина. Зимовка

на озимых позволяет грибу почти постоянно находиться на живых растениях, а не на отмерших его остатках, где телейтоспоры в течение осени — весны часто разрушаются микроорганизмами. Кроме того, далеко не всегда пшеница и василистник находятся вблизи друг от друга, что ставит под угрозу нормальное развитие гриба. Прохождение времени от времени полного цикла развития у *Puccinia recondita* обеспечивает генетическое разнообразие гриба, его изменчивость и в связи с этим способность приспосабливаться к новым сортам. Возбудитель бурой ржавчины пшеницы кроме нее поражает некоторые злаковые травы. У этого гриба известно много физиологических рас.

Широко распространена корончатая ржавчина овса — *Puccinia coronifera* с эцидиями на крушине слабительной, а уредо- и телейтостадиями — на овсе и некоторых злаках из трибы *Avenae*. Этот гриб обычно проходит полный цикл, развивая эцидии на слабительной крушине, поэтому район наибольшего вреда от корончатой ржавчины совпадает с местами распространения указанного промежуточного хозяина. У возбудителя корончатой ржавчины известны физиологические расы.

Во влажные и прохладные годы сильно вредит желтая ржавчина пшеницы — *P. striiformis*. Этот гриб известен только в уредо- и телейтостадии, зимует на озимой пшенице. У него также есть физиологические расы.

Весьма вредоносна ржавчина подсолнечника, которую вызывает однохозяйный гриб *P. helianthi*. Все стадии его развития проходят на подсолнечнике: на молодых растениях развиваются эцидии, на взрослых — уредо- и телейтоспоры.

Зерновым и кормовым бобовым культурам довольно сильно вредят разнохозяйные ржавчинные грибы из рода *Uromyces*: *U. pisi* (горох) и *U. striatus* (люцерна). На бобовых развиваются уредо- и телейтостадии, эцидии же — на видах *Euphorbia* (молочаях). На сахарной свекле паразитирует однохозяйный гриб *U. betae*, временами приносящий большой вред.

В Крыму груши часто поражаются двуххозяйным грибом *Gymnosporangium sabinae* и близкими к нему видами. Гриб этот имеет неполный цикл развития. Телейтоспоры развиваются весной на видах можжевельника, у которых заболевают ветви. После прорастания телейтоспор появившиеся базидиоспоры заражают листья груши, где развиваются характерные оранжевые выросты с эцидиоспорами, заражающими только можжевельник. Местами существенно вредит малине однохозяйный гриб *Phragmidium rubi-ideae*.

Из грибов семейства мелампсоровые весьма вредоносна ржавчина льна — один из немногих однохозяйных грибов этого семейства. Весной на молодых растениях льна развиваются эцидии, а на взрослых — уредо- и телейтоспоры. У пораженных ржавчиной растений льна ухудшается качество волокна. У гриба известны физиологические расы.

На смородине паразитирует ржавчинный гриб *Cronartium ribicola*, местами сильно поражающий листья и вызывающий преждевременный листопад. На смородине развиваются уредо- и телейтоспоры, эцидии — на сосне веймутовой. Этот гриб вместе с древесиной сосны

завезен в Америку, где основной вред приносит эцидиальному хозяину (сосне), снижая качество древесины. Можно еще указать на сосновый вертун — искривление побегов сосны, вызываемое грибом *Melampsora pinitorqua*.

Наиболее вероятно происхождение ржавчинных грибов от близких к современным аурикуляриевым — *Auriculariales*, у части представителей которых (семейство септобазидиальные — *Septobasidiaceae*) развиваются так называемые склеробазидии с вырастающими на них базидиями, что напоминает образование базидии из телеитоспор ржавчинников. Вероятно, склеробазидии аурикуляриевых можно считать прототипом телеитоспор ржавчинных грибов.

У наиболее примитивных ржавчинных грибов, паразитирующих на папоротниках (диплоидные стадии) и на хвойных (эцидии и пикниды), телеитоспоры тонкостенные, бесцветные и так же, как склеробазидии, развиваются в тканях растений-хозяев. Весьма просто устроены у них и пикниды. Отсутствие плодовых тел у ржавчинных грибов объясняется их паразитическим образом жизни.

Внутри порядка ржавчинников наиболее примитивны представители семейства мелампсоровых, паразитирующие главным образом на голосеменных и папоротниках. У видов семейства телеитоспоры сростаются боками или в виде столбика, что затрудняет их рассеивание. Более совершенны ржавчинные грибы семейства пукциниевых, паразитирующие на покрытосеменных, главным образом на двудольных растениях. Они имеют одиночные телеитоспоры на ломких ножках, сравнительно легко отделяющиеся от субстрата.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Вопрос о происхождении базидиомицетов до настоящего времени остается дискуссионным, так как эта группа грибов по развитию плодовых тел эволюционно более продвинута в сравнении с сумчатыми грибами и вместе с тем сильнее отклонилась от основного ствола высших грибов в отношении полового процесса, который предельно упрощен.

Установленная гомология сумки и базидии дает основания предполагать общее происхождение аскомицетов и базидиомицетов, их тесные филогенетические связи. Можно считать, что базидиомицеты своими корнями связаны с аскомицетами и в значительной степени развивались параллельно. Однако каких-либо переходных форм между аскомицетами и базидиомицетами сейчас не имеется. Наиболее обоснованно предположение о том, что аскомицеты и базидиомицеты на ранних стадиях развития обособились от зигомицетов в результате дифференциации зародышевого спорангия зигомицетов. Но если для сумчатых грибов существует ряд форм, которые можно рассматривать как переходные от зигомицетов, то для базидиомицетов таковые пока неизвестны. На основании гомологии в развитии сумки и базидии можно также полагать, что базидиомицеты берут начало от примитивных сумчатых

грибов на ранней стадии их обособления от зигомицетов, а далее их развитие пошло параллельно развитию сумчатых грибов.

В настоящее время преобладает теория монофилетического происхождения всей группы базидиомицетов независимо от типа базидии: холо-, гетеро- или телиобазидии, т. е. образование экзогенного полового спороношения и дальнейшие его модификации. Это подтверждается однотипностью онтогенеза, характером развития базидии и отбрасывания спор, а также существованием переходных форм от одного типа базидии к другой.

В отношении эволюции внутри самого класса базидиомицеты решающее значение имеет вопрос: какой тип базидии первичен и отсюда — какая из существующих групп этого класса ближе всего к его исходным формам.

Исходя из положения о том, что базидия — гомолог сумки аскомицетов и зародышевого спорангия зигомицетов (а эти органы имеют одноклеточное строение), есть основания предполагать, что исходная первичная базидия была одноклеточной. Отсюда холобазидию и соответственно холобазидиомицеты можно рассматривать как группу, ближе всего стоящую к исходным формам класса. Таким образом, в основание филогенетической схемы базидиальных грибов должны быть поставлены виды с простым типом развития и одноклеточной базидией. Такими будут некоторые виды из подкласса холобазидиомицеты группы гименомицеты. Из современных базидиомицетов этой группы ближе всех к первичным базидиальным грибам стоят низшие формы семейства *Corticaceae* с примитивными плодовыми телами из порядка *Aphyllorphorales*. Из отдельных родов этого семейства эволюционно можно вывести другие семейства этого порядка, а также порядки *Dacrymycetales* и *Tulasnellales* из подкласса гетеробазидиальные грибы, у которых базидия не имеет перегородок, но несет удлиненные стеригмы. Отсюда же выводится и порядок *Exobasidiales* как специализированная группа паразитных холобазидиальных грибов, не имеющих плодовых тел.

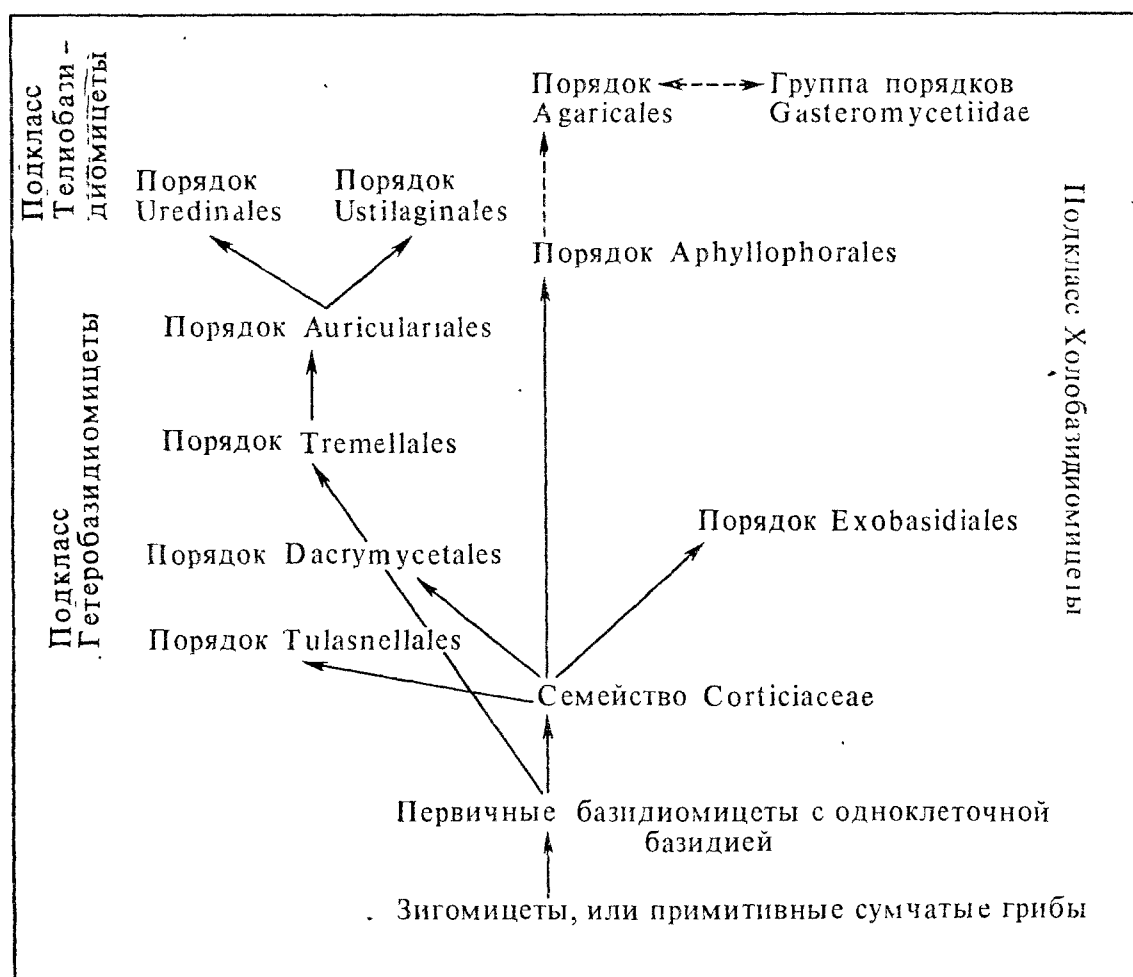
Общее направление эволюции в пределах порядка *Aphyllorphorales* — усложнение строения плодового тела. Что касается порядков *Dacrymycetales* и *Tulasnellales*, то здесь отмечается усложнение в строении базидии. Общая эволюция наземных грибов связана с двумя биологическими приспособлениями: защитой гимения от неблагоприятных условий и обеспечением рассеивания спор. Дальнейшее усложнение и усовершенствование плодового тела в этих направлениях наблюдается в порядке *Agaricales*. Однако форм, связывающих афиллофоровые и агариковые грибы, не выявлено.

Что касается гастеромицетов, то можно уверенно констатировать их несомненное филогенетическое родство с агариковыми грибами, что подтверждается существованием ряда переходных форм. Сейчас преобладает гипотеза происхождения агариковых грибов от гастеромицетных предков. Вопрос о происхождении самой группы гастеромицетов остается нерешенным.

Близко к первичным базидиомицетам стоят и низшие представители порядка *Tremellales* из гетеробазидиальных грибов, базидия которых отличается неустойчивым строением: она может иметь продоль-

ную, косую и даже неполную перегородку. Им же свойственно довольно примитивное строение плодового тела. От форм типа Tremellales могли произойти виды, относимые к порядку Auriculariales, с базидиями, разделенными поперечными перегородками, с простыми плодовыми телами.

Что касается телиобазидиомицетов, то в настоящее время и головневые и ржавчинные грибы выводятся из аурикуляриевых (порядок Auriculariales), которые также имеют разделенную поперечными перегородками базидию. У некоторых представителей аурикуляриевых (семейство Septobasidiaceae) часто развиваются склеробазидии, аналогичные головневым спорам или телейтоспорам ржавчинных, трактуемые как пробазидии, из которых вырастают собственно базидии с базидиоспорами. Отсутствие плодовых тел у головневых и ржавчинных грибов связывают с паразитным образом жизни. Таким образом, холобазидиомицеты можно представить как основную линию развития базидиальных грибов, а гетеробазидиомицеты и телиобазидиомицеты — как отклонившуюся боковую ветвь. В целом предполагаемый филогенез базидиальных грибов можно представить следующей схемой.



КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ,— DEUTEROMYCETES

Дейтеромицеты, или несовершенные грибы, наряду с аскомицетами и базидиомицетами представляют одни из крупнейших классов грибов, включающий около 30% всех известных видов. Этот класс объединяет грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых обычно проходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполом путем — конидиями, половые (совершенные) стадии у них отсутствуют.

В прошлом дейтеромицеты рассматривали как временную искусственную группу, объединяющую высшие грибы, у которых известны только конидиальные стадии, а половые стадии (сумчатые или базидиальные) пока не обнаружены. Предполагали, что по мере расширения знаний для всех несовершенных грибов будут найдены совершенные стадии, и эти грибы займут соответствующее место в системе среди аскомицетов или базидиомицетов. Этот взгляд поддерживался тем, что у многих аскомицетов и некоторых базидиомицетов совершенные стадии образуются редко, их трудно найти в природе и получить в условиях культуры. В процессе исследования дейтеромицетов многие из них действительно удалось связать с совершенными стадиями, доказать, что они представляют конидиальные стадии высших грибов (аскомицетов, значительно реже — базидиомицетов). Например, сумчатые стадии были найдены у многих видов аспергиллов (*Aspergillus*), фузариумов (*Fusarium*), гельминтоспориумов (*Helminthosporium*) и многих других дейтеромицетов. Однако для большинства представителей этой группы связь с совершенными стадиями не установлена.

В настоящее время взгляды микологов на положение дейтеромицетов в общей системе грибов существенно изменились. Многие из них считают эту группу новой, находящейся в процессе становления эволюционной ветвью высших грибов, происходящей от различных групп этих грибов, преимущественно сумчатых, в результате утраты ими половых спороношений.

Эволюция этой группы идет в направлении совершенствования конидиального аппарата, а также, вероятно, и механизмов, заменяющих у этой группы отсутствующий половой процесс, — гетерокариоза и парасексуального процесса.

Редукция полового процесса и увеличение роли бесполого спороношения в сохранении вида хорошо прослеживается в разных, далеко отстоящих друг от друга группах аскомицетов, например у эвроецевых, гипокрейнных, некоторых гелоциевых и др. Утрата половых спороношений, по-видимому, происходила независимо и одновременно в разных группах аскомицетов. А если учесть, что в процессе эволюции аскомицетов изменения конидиальных спороношений и сумчатых стадий часто происходили разными темпами и относительно независимо, гетерогенность класса дейтеромицетов не оставляет сомнений.

Таким образом, дейтеромицеты существенно отличаются от других классов грибов, представители которых обычно имеют общих предков.

Некоторые микологи, подчеркивая это отличие несовершенных грибов, называют их формальным классом.

Хотя в системе несовершенных грибов пользуются теми же таксономическими категориями, что и для других групп грибов, в них вкладывается иной смысл — это искусственные формальные группы, выделяемые на основе чисто внешнего сходства организмов, а не их родства. Например, род дейтеромицетов часто не соответствует истинному роду в обычном понимании — группе близкородственных видов. Он представляет искусственную группу, объединяющую виды со сходными конидиальными спороношениями, называемую обычно (в отличие от родов других организмов) формальным родом. Известно, что один род аскомицетов часто включает виды с разными конидиальными стадиями. Так, у рода микосферелла известны конидиальные спороношения типа рамулярия — *Ramularia*, церкоспора — *Cercospora*, септория — *Septoria* и др., у рода нектрия — акремониум — *Acremonium*, фузариум — *Fusarium*, туберкулярия — *Tubercularia*, цилиндрокарпон — *Cylindrocarpon*. С другой стороны, конидиальные спороношения различных родов аскомицетов, даже относящихся к разным порядкам, часто очень похожи. В результате этого в один род дейтеромицетов нередко входят виды, связанные по происхождению с представителями не только разных родов, но и порядков и даже классов высших грибов. Род акремониум, например, связан с совершенными стадиями эмерицеллопсис (порядок эвроциевые), хетониум (порядок сферейные), нектрия (порядок гипокрейные) и кордицепс (порядок спорыньевые), а конидиальные стадии типа оедоцефалум — *Oedocephalum* известны как у дискомицетов, так и у некоторых базидиомицетов. Связи с представителями разных классов установлены и у некоторых родов аспорогенных (не образующих половых стадий) дрожжей, например кандида — *Candida*.

Вегетативное тело дейтеромицетов — хорошо развитый ветвящийся гаплоидный мицелий, большей частью состоящий из многоядерных клеток. В мицелии всегда имеются септы (перегородки), обычно с простыми порами, как у аскомицетов (см. рис. 197). Существуют немногочисленные дейтеромицеты и с септами, характерными для базидиомицетов. У аспорогенных дрожжей мицелий отсутствует, а вегетативное тело представлено почкующимися клетками (см. рис. 196).

Большинство дейтеромицетов размножаются при помощи конидий. Лишь у немногих конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склероции (например, *Rhizoctonia*), а иногда встречаются только в виде стерильных мицелиев. Споры бесполого размножения — конидии — образуются на гаплоидном мицелии на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах, представляющих собой ветви мицелия, обычно поднимающиеся над ним. Они могут быть мало дифференцированными, не отличающимися от вегетативных гиф мицелия, но чаще хорошо развиты. Увеличение продукции конидий достигается путем различного ветвления конидиеносцев (мутовчатое, моноподиальное, симподиальное, дихотомическое), образования расширений или вздутий, несущих группы спор и расположенных на вершине конидиеносца или интеркалярно (рис. 332, В), а также формированием конидий в длинных акропетальных или базипетальных цепочках (рис. 332, Б).

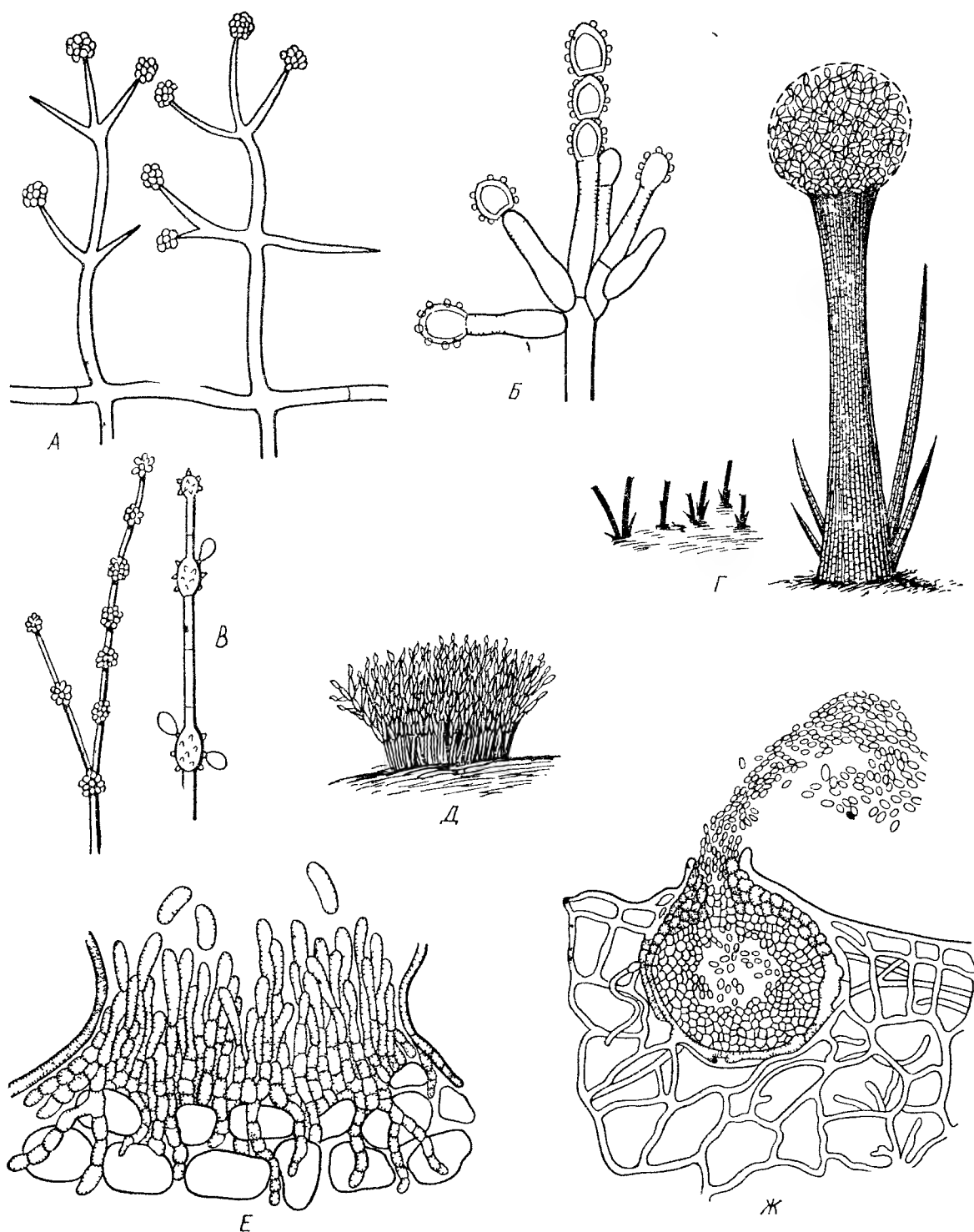


Рис. 332. Типы конидиальных спороношений. А—В — одиночные конидиеносцы; Г — коремия; Д — спородохия; Е — ложе; Ж — пикнида

У многих дейтеромицетов конидиеносцы объединены в группы на мицелии или внутри споровместилищ — пикнид. Простейшая форма такой агрегации конидиеносцев — коремии. Многочисленные конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, обычно склеиваясь

своими боками, а иногда анастомозируя. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии (рис. 332, Г). Коремии характерны для семейства стильбелловых (*Stilbellaceae*) из порядка гифомицетов (*Hyphomycetales*), для некоторых пенициллов и др. У ряда дейтеромицетов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечек. Этот тип конидиального спороношения называют спородохиями (рис. 332, Д). Если конидиальные спороношения такого типа имеют слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют пионнотами. Конидии, формирующиеся в пионнотах, погружены в слизь.

Ложа (ацервулы) по характеру агрегации конидиеносцев напоминают спородохин, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Они часто встречаются у дейтеромицетов — паразитов растений. Ложа представляют собой в этом случае тесно скученные многочисленные конидиеносцы, сначала развивающиеся в ткани хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывающие их и выступающие наружу (рис. 332, Е).

Наиболее сложная конидиальная структура — пикниды. Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темноокрашенной оболочкой с узким отверстием — порусом на вершине. Внутри пикниды плотным слоем образуются короткие конидиеносцы, на которых развиваются конидии, выходящие затем из пикниды через порус или трещины в оболочке, часто в массе слизи (рис. 332, Ж).

Формирование конидий из конидиогенных клеток может происходить разными способами.

По типу развития конидии дейтеромицетов относятся к двум группам. Талломные конидии или таллоконидии, включающие артроспоры и алевриоспоры, образуются в результате трансформации элемента мицелия (конидиеносца или гифы). Увеличение в размерах и дифференциация таких конидий происходит после отделения их септой от конидиогенной клетки; таким образом, конидии этого типа развиваются из целой клетки. Артроспоры или артроконидии, как их часто теперь называют, образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы (например, у видов геотрихум — *Geotrichum*, рис. 333, А).

Алевриоспоры формируются из отделившейся перегородкой части конидиогенной клетки, разрастающейся и дифференцирующейся в зрелую конидию. Они образуются одиночно на вершине ветвей конидиеносца или гиф и часто имеют крупные размеры и утолщенную клеточную стенку (рис. 333, Б). Иногда они развиваются в коротких цепочках.

Второй тип образования конидий — бластический — характеризуется заметным увеличением в размерах зачатка конидии до его отделения перегородкой от конидиогенной клетки. Таким образом, конидии развиваются здесь из части клетки в отличие от конидий первого типа. На основе участия стенки конидиогенной клетки в формировании стенки конидии разграничивают три типа бластогенных конидий. У бластоспор (или бластоконидий) все слои стенки конидиогенной

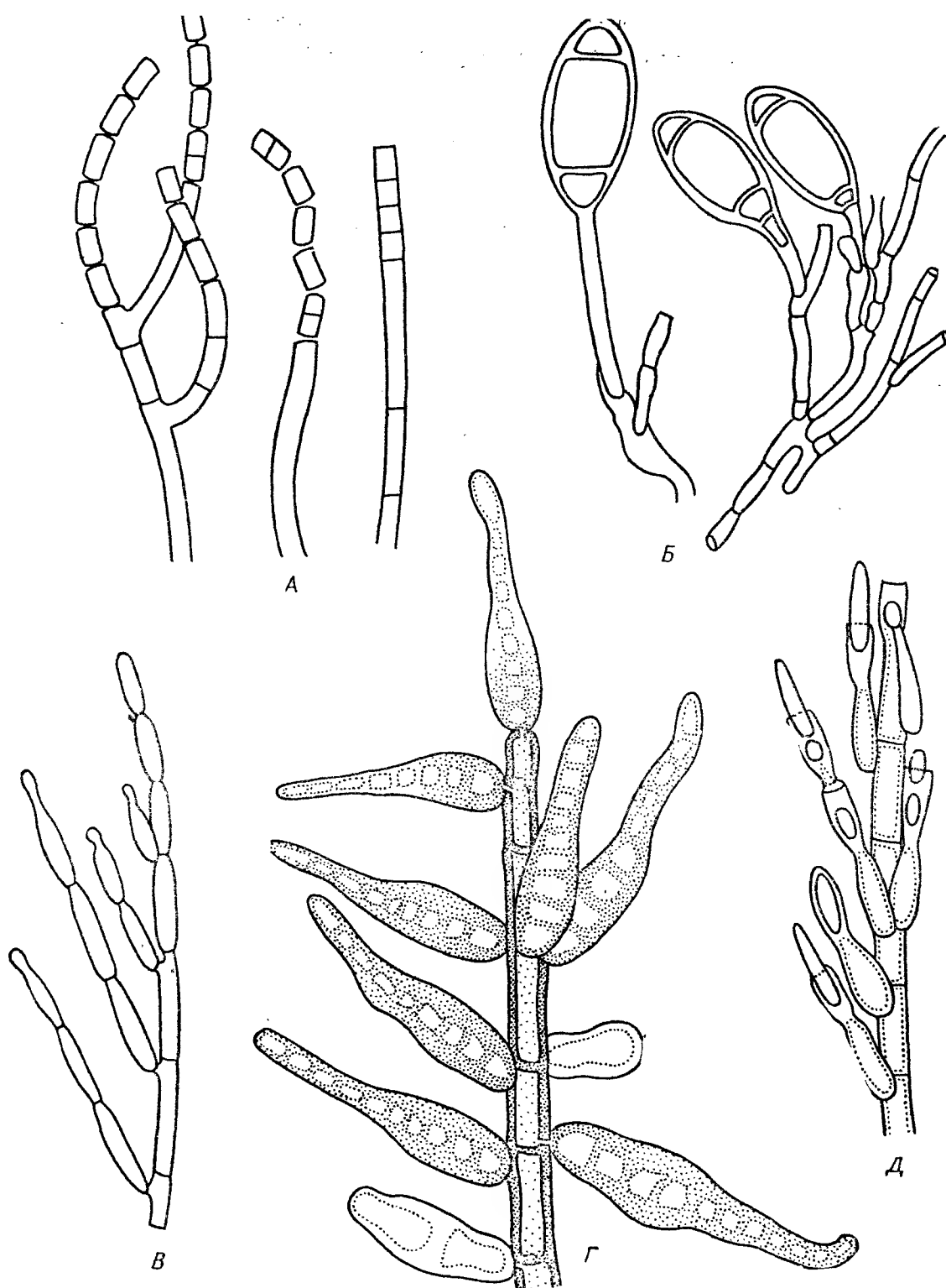


Рис. 333. Типы морфогенеза конидий. А — артроспоры; Б — алевриоспоры; В — бластоспоры; Г — пороспоры; Д — фиалоспоры

клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоспора развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, затем отшнуровывающееся от нее и отделяющееся перегородкой (этот процесс напоми-

нает почкование у дрожжей). Часто наблюдаются акропетальные цепочки бластоспор, например у видов из рода кладоспориум — *Cladosporium* (рис. 333, В).

В формировании клеточной стенки пороспор (или пороконидий) принимают участие только внутренние слои клеточной стенки конидиогенной клетки. Они образуются путем почкования через поры в стенках конидиеносцев. Пороспоры обычно толстостенные, располагаются по одной на вершине и по бокам конидиеносца. Конидии этого типа известны у представителей рода гельминтоспориум — *Helminthosporium* и некоторых других гифомицетов (рис. 333, Г). Наконец, при образовании третьего типа бластогенных конидий — фиалоспор (или фиалоконидий) клеточная стенка конидии формируется заново и стенка конидиогенной клетки не участвует в ее возникновении. Фиалоспоры развиваются на фиалидах — конидиогенных клетках, обычно утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части (рис. 333, Д). Конидии такого типа характерны, например, для грибов из родов акремониум — *Acremonium*, пеницилл, аспергилл, фузариум и многих других.

У несовершенных грибов с разными типами конидий хорошо прослеживается параллелизм в усложнении структуры конидиеносцев и их агрегации, ведущих к увеличению количества спор. Например, среди грибов с фиалоспорами можно обнаружить виды с простыми конидиеносцами (акремониум), обильно ветвящимися конидиеносцами (вертициллиум — *Verticillium*), коремиями (стильбелла — *Stilbella*), спородохиями (туберкулярия — *Tubercularia*), ложами (глеоспориум — *Gloeosporium*) и пикнидами (цитоспора — *Cytospora*).

Конидии дейтеромицетов разнообразны по морфологии. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иногда муральными (с поперечными и продольными перегородками). Обычно они шаровидные или эллипсоидные, но у некоторых известны нитевидные, звездчатые или спирально закрученные конидии. У водных гифомицетов они обычно три- или тетрадиальные, реже сигмоидные. Окраска конидий светлая или темная, буровато-коричневая вследствие присутствия меланинов.

Конидии несовершенных грибов, имеющих сухую поверхность, распространяются обычно воздушными течениями. В воздухе можно в больших количествах обнаружить споры таких грибов, как виды из рода альтернария (*Alternaria*), кладоспориум (*Cladosporium*), пенициллы и многих других. В распространении представителей несовершенных грибов, споры которых погружены в слизь, участвуют вода (часто капли дождя) или мелкие животные (например, жуки-короеды, переносящие конидии видов рода графий — *Graphium* — конидиальной стадии возбудителя голландской болезни вязов, см. с. 356). При низкой влажности воздуха и высыхании слизи такие споры переносятся также токами воздуха. Конидии у несовершенных грибов обычно освобождаются пассивно.

Несовершенные грибы размножаются только бесполым путем, поэтому можно было бы предположить, что все особи, происшедшие из конидий, образовавшихся из одной колонии, и последующие их поко-

ления будут изменяться очень мало — только за счет немногочисленных спонтанных мутаций — и развиваться практически в виде чистых линий. Однако в природе у несовершенных грибов этого никогда не наблюдается. Напротив, они представляют одну из наиболее вариабельных и подвижных в экологическом отношении групп грибов, именно поэтому весьма широко распространенную в природе и заселяющую самые разнообразные субстраты. Это объясняется тем, что у несовершенных грибов очень часто мицелий гетерокариотичен, т. е. содержит генетически различные ядра. Гетерокариозис известен в разных таксономических группах грибов — у оомицетов, аскомицетов, зигомицетов, но у несовершенных грибов он представляет собой основной механизм изменчивости. В процессе развития гетерокариотического мицелия число ядер того или иного типа может варьировать в зависимости от изменения условий среды, обеспечивая таким образом адаптацию гриба к этим изменениям. Колебания числа ядер разных типов в зависимости от условий обитания обнаружены у некоторых фузариумов и пенициллов.

Гетерокариотичный мицелий у несовершенных грибов образуется несколькими путями. У одних на гетерокариотичном мицелии образуются конидии, уже содержащие генетически различные ядра, а из них снова развивается гетерокариотичный мицелий. Если же конидии на гетерокариотичном мицелии образуются из одноядерных конидиогенных клеток, они гомакариотичны, т. е. содержат ядра только одного генетического типа. Из таких конидий вырастают гомакариотичные мицелии. Гетерокариотичность у них может восстанавливаться в результате образования анастомозов между гифами мицелиев с генетически различными ядрами, а также в результате мутаций в отдельных ядрах мицелия.

В некоторых случаях гетерокариоз может быть основой не только изменчивости и адаптации гриба в результате изменения в его мицелии числа генетически различных ядер, но и рекомбинации признаков, которая наблюдается в других группах грибов. Однако рекомбинация у несовершенных грибов происходит не в результате мейоза, а при митозе в изредка образующихся в гетерокариотичном мицелии диплоидных ядрах. Такие ядра могут гаплоидизироваться и в результате утраты ими хромосом. Процесс рекомбинации такого типа был назван парасексуальным процессом (см. с. 290).

Парасексуальный процесс известен сейчас у многих несовершенных грибов, однако его наблюдали только в условиях лаборатории. Насколько он распространен в природных популяциях несовершенных грибов и какова его роль в естественных условиях их обитания, пока не установлено.

Система несовершенных грибов, разработанная в конце прошлого века П. А. Саккардо, искусственна и служит только более или менее удобной схемой для их упорядочения и определения. На основе строения конидиального аппарата несовершенные грибы подразделяются на три порядка. Порядок гифомицеты (*Hyphomycetales*) включает несовершенные грибы, образующие одиночные конидиеносцы или конидиеносцы, соединенные в коремии и спородохии. К порядку мелан-

кониевые (*Melanconiales*) относятся несовершенные грибы, формирующие ложа, а к порядку сферопсидные (*Sphaeropsidales*) — пикниды.

Иногда выделяют также порядок агонимецетовые (*Agonomycetales*), соответствующий группе *Mycelia sterilia* системы Саккардо и объединяющий несовершенные грибы, у которых отсутствуют конидиальные спороношения, а развивается только стерильный мицелий.

Некоторые микологи подразделяют несовершенные грибы на два самостоятельных класса — дейтеромицеты — *Deuteromycetes* (включает порядок *Hyphomycetales*) и целомицеты — *Coelomycetes* (включает порядки *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*).

В последние десятилетия многие микологи указывали на неудовлетворительность системы Саккардо. Даже такие признаки, на которых в этой системе основано деление на семейства (образование одиночных конидиеносцев, коремий или спородохий у гифомицетов, окраска конидиеносцев и конидий), у несовершенных грибов часто нестабильны. Поэтому делались неоднократные попытки создания более рациональной системы несовершенных грибов. Одно из перспективных направлений построения новой системы этой группы — использование типов конидиогенеза как основного таксономического признака. Несовершенные грибы делят на разное число групп, из которых основные — группы бластоспоровые (*Blastosporae*), алевриоспоровые (*Aleuriosporae*), фиалоспоровые (*Phialosporae*), пороспоровые (*Pogonsporae*) и артроспоровые (*Arthrosporae*) (С. Дж. Хьюз, К. В. Субраманиан, К. Тубаки, С. Нильссон, Дж. Л. Баррон и др.). Однако новая система несовершенных грибов находится пока в процессе разработки и охватывает далеко не все известные сейчас несовершенные грибы. Морфогенез конидий хорошо изучен только у гифомицетов, а из двух других порядков он известен лишь у отдельных представителей. Кроме того, при построении системы недостаточно использовать один даже достаточно стабильный признак. В ее основу должен быть положен комплекс признаков.

Несовершенные грибы широко распространены в природе во всех районах земного шара. Многие представители этой группы обитают как сапротрофы в почве, составляя большую часть почвенных грибов. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Эти группы несовершенных грибов принимают активное участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Например, виды рода *Trichoderma* — активные разрушители целлюлозы. Некоторые сапротрофные несовершенные грибы вызывают плесневение пищевых продуктов и порчу различных промышленных изделий.

Многочисленна группа несовершенных грибов, паразитирующих на высших растениях. Они вызывают серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие большой экономический ущерб: увядание (*Fusarium oxysporum* и *Verticillium dahliae*, поражающие хлопчатник и другие растения), различные пятнистости (виды *Septoria* и *Cercospora* и др.), гнили (виды *Botrytis*, *Fusarium* и др.).

Некоторые представители этого класса вызывают заболевания у животных и человека, например дерматофиты. Развиваясь на зерне и

других продуктах питания, отдельные несовершенные грибы выделяют в них токсины, которые могут вызвать тяжелые отравления при использовании таких продуктов в пищу человеком или при кормлении ими животных (например, стахиботриотоксины, образуемые *Stachybotrys alternans*, дендродохины — *Dendrodochium toxicum*, группа токсинов *Fusarium sporotrichiella*).

Среди несовершенных грибов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемые при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина), различных ферментов и органических кислот. Несовершенные грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях (энтомофильные грибы) и грибах, патогенных для растений (микопаразиты или микофильные грибы), используются для разработки биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

Порядок гифомицеты — Hyphomycetales

Гифомицеты — наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении порядок несовершенных грибов. Он объединяет виды с одиночными конидиеносцами, а также с конидиеносцами, собранными в коремии или спородохиях. Представители этого порядка широко распространены в природе и имеют большое значение в практической деятельности человека. Они обитают как сапротрофы в почве и на растительных остатках, активно участвуя в процессах разложения органического вещества. Некоторые из них могут служить индикаторами типа и степени загрязнения водоемов.

Водные гифомицеты играют существенную роль в разложении органических остатков растительного происхождения и образовании детрита в водоемах.

Среди гифомицетов много паразитов, развивающихся на растениях, некоторых животных и грибах. Сюда относятся, в частности, дерматофиты, полностью утратившие сумчатые стадии. Многие болезни возделываемых растений, вызываемые гифомицетами, приносят большой ущерб сельскому хозяйству. Грибы — паразиты насекомых-вредителей и фитопатогенных грибов нередко значительно снижают численность популяций своих хозяев и используются для разработки биологических методов борьбы с ними.

Известны хищные грибы, способные при помощи специальных ловчих приспособлений улавливать микроскопических животных (нематод и др.) и использовать их в пищу.

Многие гифомицеты — продуценты антибиотиков, ферментов и других веществ — широко используются в микробиологической промышленности.

Наиболее широко распространенная группа гифомицетов — представители рода пеницилл — *Penicillium*. Конидиеносцы у видов этого рода образуются на мицелии одиночно, а у некоторых видов объединяются в коремии. Они разветвлены на вершине в виде кисточки. Наиболее просто устроенные кисточки пенициллов состоят из мутовки фиалипид, расположенных на вершине конидиеносца, однако чаще они сло-

жены из веточек, на которых развиваются метулы, а на них — мутовки фиалид (см. рис. 243). У некоторых пенициллов есть сумчатые стадии, такие виды относятся к классу аскомицеты (см. с. 355). Однако у большинства видов этого рода сумчатые стадии неизвестны.

Пенициллы широко распространены в почвах, они часто развиваются также в виде плесеней на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Среди них известны и немногочисленные паразиты невегетирующих частей растений — плодов, луковиц и др. Как пример можно привести виды пенициллов, поражающие плоды цитрусовых и вызывающие их гниение, — пеницилл пальчатый — *P. digitatum* и пеницилл итальянский — *P. italicum*. Развиваясь на апельсинах или других цитрусовых, эти грибы образуют на их поверхности хорошо заметную плесень — налет конидиеносцев зеленовато-оливкового или сине-зеленого цвета.

Большое значение имеют представители этого рода, синтезирующие биологически активные вещества — антибиотики. Первым антибиотиком, получившим широкое распространение в медицине, был пенициллин, продуцируемый пенициллом с золотистым пигментом — *P. chrysogenum* и др. *P. chrysogenum* встречается в почве и на различных органических остатках. В культуре на питательных средах он образует зеленые колонии, выделяющие в среду желтый пигмент. Этот вид используется как продуцент пенициллина в производстве. Пенициллин подавляет развитие многочисленных патогенных грамположительных бактерий — стафилококков и др. Сейчас получены полусинтетические производные этого антибиотика, действующие на еще более широкий круг болезнетворных бактерий.

Пенициллы используются и для производства другого антибиотика — гризеофульвина, применяемого в медицине для лечения дерматомикозов, вызываемых грибами-дерматофитами.

Представители другого широко распространенного рода гифомицетов — аспергилл — *Aspergillus* образуют конидиеносцы, верхняя часть которых имеет вздутие в виде пузыря. На нем развиваются фиалиды, а на них — базипетальные цепочки фиалоконидий (см. рис. 242). Как и у пенициллов, у некоторых аспергиллов известны сумчатые стадии, относящиеся к порядку эвровциевые (с. 354).

Аспергиллы обитают в почвах и на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Хорошо известный вид этого рода — аспергилл черный — *A. niger*. Он встречается в почвах всего земного шара, а также часто образует черную плесень на различных продуктах и материалах. В культуре этот гриб формирует характерные черные колонии. Он широко используется в микробиологической промышленности для получения органических кислот (например, лимонной) и ферментов — амилаз, протеиназ и др.

Распространенный в почвах и особенно на продуктах растительного происхождения (зерно, земляные орехи и др.), аспергилл желтый (*A. flavus*) образует токсический продукт обмена — афлатоксин, обладающий канцерогенным действием.

Среди гифомицетов известны многочисленные паразиты растений, нередко вызывающие их серьезные заболевания, например гнили раз-

личных органов (серая гниль многих растений, вызываемая грибами из рода ботритис — *Botrytis*, корневые гнили злаков и др.), поражения проводящей системы, приводящие к увяданию (вилт хлопчатника и других растений, вызываемый грибами из родов вертициллиум — *Verticillium* и фузариум — *Fusarium*), некрозы тканей, проявляющиеся в виде пятнистостей различных органов (церкоспороз сахарной свеклы, вызываемый церкоспорой свекольной — *Cercospora beticola*), гельминтоспориозы многих растений, вызываемые грибами из рода гельминтоспориум — *Helminthosporium*, и многие другие. Некоторые из этих грибов вызывают большие потери урожая (например, пирикулярриоз риса, вилт хлопчатника и др.).

Примером грибов этой группы могут служить виды рода фузариум — *Fusarium*. У представителей этого рода образуются два типа конидий — макроконидии и микроконидии. Макроконидии имеют веретеновидную или серповидную форму, состоят из нескольких клеток (4—10) и имеют довольно крупные размеры. Они образуются на конидиеносцах, часто собранных в спородохии. Микроконидии — мелкие одноклеточные конидии, реже они имеют одну-две поперечные перегородки (рис. 334).

Грибы этого рода широко распространены в природе как сапротрофы в почве и на растительных остатках, но большинство из них — паразиты растений, вызывающие у них увядание, корневые гнили и другие заболевания. У некоторых видов этого рода известны сумчатые стадии, относящиеся к порядку гипокрейные (с. 366).

Один из наиболее важных видов этого рода — фузариум остроспоровый — *F. oxysporum* — возбудитель вилта (увядания) у многих культурных растений — хлопчатника, льна, овощных и декоративных культур. При поражении этим грибом у растений замедляется рост, они теряют тургор, желтеют, а затем полностью усыхают. Иногда растения гибнут в течение нескольких дней после заражения. Повреждение и гибель растений вызывает токсин гриба — фузариевая кислота, а также закупорка сосудов гифами гриба и продуктами разложения тканей растений. Многие виды фузариумов служат причиной корневых гнилей злаков и ряда других растений.

Большое значение имеет способность грибов этого рода образовать

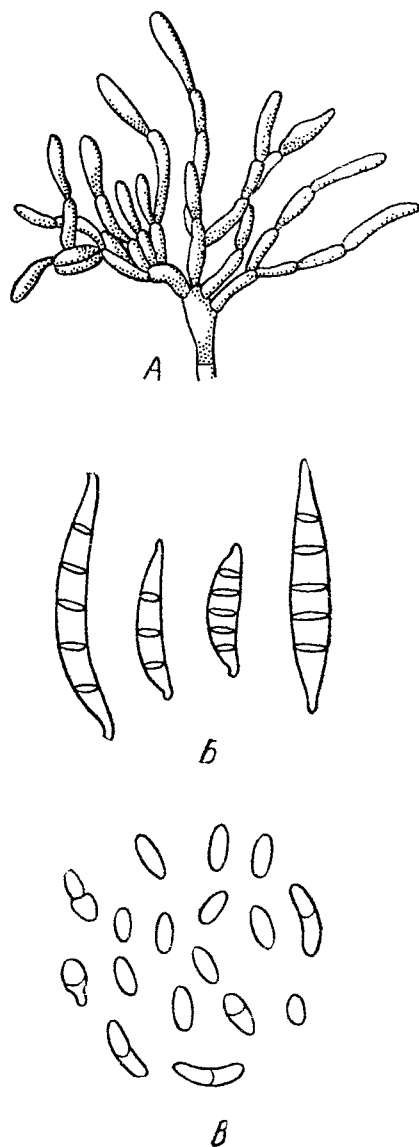


Рис. 334. *Fusarium*. А — конидиеносец с конидиями; Б — макроконидии; В — микроконидии

вать токсины. Развиваясь на зерне или других растительных продуктах, многие фузариумы выделяют токсические вещества, вызывающие при употреблении такого зерна в пищу отравления у людей и животных. У этой группы известны несколько токсинов различной химической структуры, например сесквитерпеновые токсины — трихотецены и др.

Порядок меланкониевые — *Melanconiales*

К порядку относятся дейтеромицеты, у которых конидиеносцы собраны на сплетении гиф мицелия, образуя плотный слой. Такой тип спороношения называется ложем (см. рис. 332, *E*). Ложе обычно погружено в субстрат и сверху прикрыто эпидермисом, кутикулой или перидермой растения-хозяина.

Среди представителей этого порядка известны как сапротрофы на растительных остатках, так и паразиты растений. Паразиты вызывают у растений пятнистости и так называемый антракноз — пятнистость, сопровождающуюся изъязвлением тканей. Некоторые меланкониевые служат причиной опасных заболеваний культурных растений, например, виды рода глеоспориум — *Gloeosporium* — возбудители антракноза винограда, смородины и других растений, а виды рода коллетотрихум — *Colletotrichum* — антракноза цитрусовых и фасоли. У некоторых представителей этих родов известны сумчатые стадии.

Порядок сферопсидные — *Sphaeropsidales*

В порядке объединены несовершенные грибы, образующие конидии в споровместилищах — пикнидах (рис. 332, *Ж*, 335, *A*). Пикниды имеют шаровидную или грушевидную форму, иногда приплюснуты и открываются отверстием на вершине. Конидии развиваются на конидиеносцах, расположенных в полости пикниды на внутренней поверхности ее стенки. Иногда хорошо выраженные конидиеносцы отсутствуют, а конидиогенные клетки формируют слой на внутренней поверхности полости пикниды. Конидии в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании.

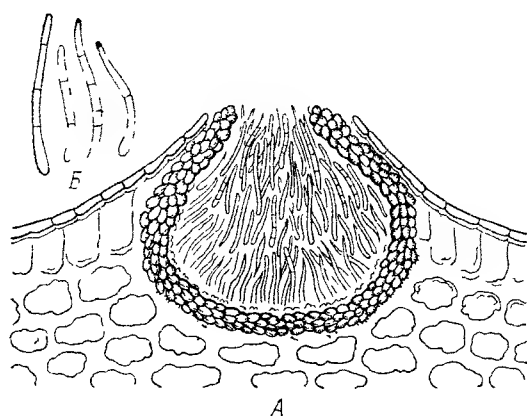


Рис. 335. *Septoria*: А — пикнида; Б — конидии

Сферопсидные обитают как сапротрофы на растительных остатках, иногда встречаются в почве, могут вызывать повреждения различных материалов и промышленных изделий. Большое число видов этого порядка — паразиты. Многие из них развиваются на высших растениях, вызывая у них пятнистости, некрозы и другие поражения. Среди них известны также паразиты грибов (например, дарлюка нитчатая — *Darluca filum*, поражающая многие ржавчинные грибы) и насекомых (например, кониотириум — *Coniothyrium*).

Представители обширного рода септория — *Septoria* образуют в шаровидных или приплюснутых пикнидах веретеновидные или нитевидные конидии с поперечными перегородками (рис. 335). У некоторых видов известны сумчатые стадии. Все виды рода — паразиты растений, вызывающие у них пятнистости — септориозы. Известны возбудители септориозов злаков (например, септория злаковая — *S. graminis*), томатов и многих других растений. Виды другого широко известного рода сферопсидных — аскохита — *Ascochyta* образуют прямые или слегка изогнутые конидии с одной перегородкой. Они паразитируют на растениях, у которых вызывают пятнистости различных органов, называемые аскохитозами. Широко распространены такие виды этого рода, как аскохита гороха — *A. pisi* — возбудитель аскохитоза гороха, аскохита огурца — *A. cucumeris* — возбудитель аскохитоза огурцов и др.

Опасное заболевание citrusовых — усыхание, или мальсекко, вызывает дейтерофома трахеифила — *Deuterophoma tracheiphila*. Развиваясь в ткани растения, гриб синтезирует токсины, вызывающие их гибель. Пикниды гриба образуются на отмерших тканях дерева и содержат массу мелких одноклеточных конидий, выходящих из них в длинном слизистом шнуре.

Из сапротрофных сферопсидных можно назвать часто встречающийся на сухих стеблях растений и участвующий в их разложении вид из рода фома — *Phoma* — фома травяной — *Ph. herbarum*. Он образует массу темных пикнид, содержащих одноклеточные эллипсоидальные конидии. Хорошо выраженные конидиеносцы у этого гриба отсутствуют, и конидии развиваются из конидиогенных клеток, располагающихся слоем на внутренней поверхности стенки пикниды.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ

Выше говорилось о полифилетическом происхождении грибов (с. 282) в основном от разных групп бесцветных жгутиковых или теряющих жгутики амебоидных флагеллят, а для некоторых, вероятно, от водорослей. Малочисленность прямых палеонтологических данных, вероятно, надолго оставит эту теорию в ранге гипотезы.

В качестве достаточно достоверных косвенных признаков здесь используют строение жгутикового аппарата грибов (одноклеточных подвижных или их генеративных стадий: зооспор, гамет) в сравнении с современными монадными жгутиковыми — *Flagellatae*¹. Этим признакам придается большое филогенетическое значение в связи с предполагаемым происхождением грибов от флагеллят (с. 475).

Общий план строения жгутикового аппарата (один гладкий бичевидный жгутик, расположенный на апикальном конце клетки) сбли-

¹ Под названием *Flagellatae* в настоящее время понимается группа простых жгутиковых организмов (окрашенных и бесцветных), занимающих неопределенное систематическое положение между животными и растениями. Эта группа имеет большое эволюционное значение, так как ее предки дали начало царствам животных и растений. Из них же гипотетически выводят и грибы. Группе не придается какого-либо таксономического значения. Однако ввиду ее большой филогенетической значимости за ней мы сохраняем латинское название.

жает класс Chytridiomycetes с современными Uniflagellatae. Класс Oomycetes с двумя разнотипными жгутиками (гладким бичевидным и перистым) близок по этому признаку к двужгутиковым монадам из группы Biflagellatae. Несколько обособленно стоит класс Hyphochytridiomycetes, виды которого имеют один передний перистый жгутик. Этот класс, по-видимому, связан по происхождению с оомицетами: он обособился путем потери заднего гладкого жгутика. Его можно рассматривать как тупиковую эволюционную ветвь от примитивных оомицетов. На это указывает и то, что его таллом не получил дальнейшего развития и остался на уровне ризомицелия. А потеря отдельных жгутиков или даже целиком подвижных стадий в процессе эволюции у флагеллят, грибов и водорослей — явление частое. У гиfoxитридиомицетов оно могло закрепиться эволюционно в ограниченных экологических условиях, что в дальнейшем ограничило и развитие этой группы.

В настоящее время существует группа амебоидных флагеллят Mastigamoebidae, часто теряющих жгутики в процессе вегетативного роста. С ними непосредственно можно связать линию неподвижных, вышедших на сушу грибов (классы Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes).

Таким образом, сравнительный анализ подвижных стадий грибов и современных Flagellatae подтверждает гипотезу происхождения грибов от Flagellatae на ранних этапах формирования живого мира и позволяет отнести их к самостоятельному филогенетическому стволу — царству грибов Mycota.

Материалы биохимических исследований показывают, что среди грибов четко выделяются две эволюционные линии. С одной стороны, у грибов из классов Oomycetes и Hyphochytridiomycetes синтез лизина идет, как у растений, через диаминопимелиновую кислоту, а в составе их клеточных стенок обнаружена целлюлоза. У грибов из классов Chytridiomycetes, Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes синтез лизина идет по особому пути, неизвестному у растений, через аминокислоту, а в составе их клеточных стенок есть хитин. Следовательно, по этому признаку одноклеточные грибы становятся в один ряд с безжгутиковыми (класс Chytridiomycetes и классы Zygomycetes, Ascomycetes и Basidiomycetes), а двужгутиковые (класс Oomycetes) в ряд с гиfoxитридиомицетами.

Таким образом, как морфологические, так и биохимические признаки подтверждают существование у грибов двух разных по происхождению эволюционных стволов.

Один ствол, включающий классы Oomycetes и Hyphochytridiomycetes, берет свое начало от бесцветных двужгутиковых флагеллят или, как считают сейчас некоторые микологи, от золотистых водорослей. Они не имеют непосредственных филогенетических связей с другими группами грибов (отдел Oomycota).

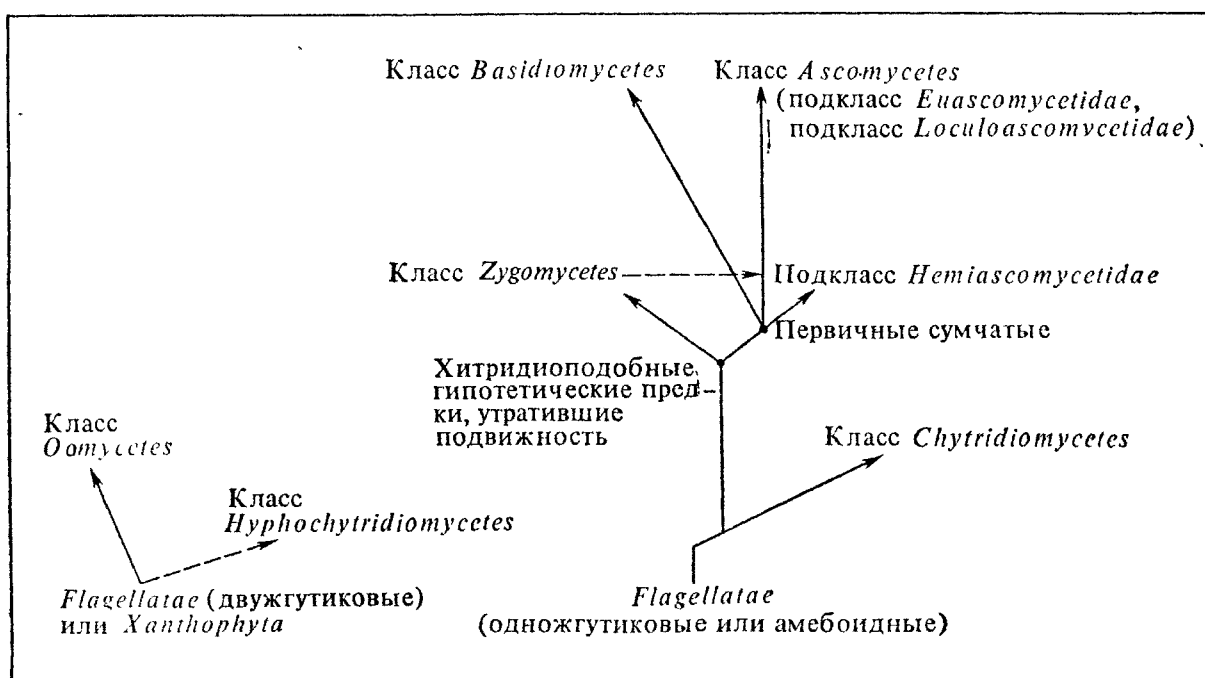
Второй ствол включает классы Chytridiomycetes, Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes (отдел Eumycota). Хитридиевые грибы по общему плану строения вегетативного тела и жгутиковому аппарату довольно легко связываются в своем происхожде-

нии с одножгутиковыми флагеллятами. Что касается грибов, не образующих в цикле развития подвижных стадий (зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты), то об их происхождении существует несколько предположений. Их выводят или из безжгутиковых амебоидных флагеллят на основании отсутствия подвижности, или, учитывая в первую очередь химизм клеточной стенки и другие биохимические признаки, от предков, близких к современным хитридиомицетам. В первом случае зигомицеты рассматриваются как исходная группа для аскомицетов и базидиомицетов. Во втором случае зигомицеты, отличающиеся по составу клеточной стенки (присутствие наряду с хитином хитозана), не происходя от общих с аскомицетами и базидиомицетами предков, занимают обособленное положение.

В настоящее время считают несомненной тесную филогенетическую близость аскомицетов и базидиомицетов. Эти группы выводятся либо от общего предка (хитридиоподобного, утратившего подвижность, или даже более близкого к зигомицетам), либо базидиальные грибы связывают по происхождению с различными группами аскомицетов, чаще с примитивными сумчатыми¹.

Дейтеромицеты представляют собой гетерогенную по происхождению группу грибов, в процессе эволюции полностью утратившую половые стадии и филогенетически связанную с различными группами как аскомицетов, так и базидиомицетов.

Эволюция обоих стволов грибов шла, во-первых, по пути выхода на сушу, что привело к потере подвижности, усложнению талломов,



¹ Одновременно с представлением о едином эволюционном стволе Eumycota существует гипотеза о самостоятельном происхождении аскомицетов и связанных с ними базидиомицетов от красных водорослей, основанная на сходстве в строении половых органов и характере полового процесса.

совершенствованию в новых условиях обитания репродукции и распространения спор. Оно дало огромное разнообразие спороношений, типов плодовых тел, из которых наиболее эволюционно продвинуты плодовые тела высших базидиальных грибов. Именно это направление и дало то огромное разнообразие видов, которое имеется у грибов в настоящее время. Второе направление эволюции связано со способом питания — сапротрофным или паразитным. Оно определило биохимическую эволюцию у грибов, дав основу для развития мощного ферментного аппарата.

Поскольку эволюция в обоих филогенетических стволах грибов шла в направлении адаптации к сходным условиям среды, она сопровождалась многочисленными случаями конвергентного сходства.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ — LICHENOPHYTA

Лишайники — своеобразная группа организмов, в теле которых сочетаются два компонента: автотрофный фикобионт (водоросль или гонидии, как их называли ранее) и гетеротрофный микобионт (гриб), образующие единый симбиотический организм, отличающийся морфолого-анатомически, физиолого-биохимически, экологически, а следовательно, и качественно от свободноживущих грибов и водорослей.

Вегетативное тело лишайников — слоевище (таллом), как и у других низших растений, не дифференцировано на листья, стебель и корень. Окраска слоевища лишайников обусловлена различными пигментами и может быть серой, сизой, зеленоватой, буро-коричневой, желтой, оранжевой, почти черной и др. Лишайники часто смешивают со мхами, но они отличаются от них отсутствием типичной зеленой окраски и дифференцировкой слоевища на органы.

Двойственная природа лишайников открыта в 60-х годах XIX в. немецким ботаником С. Швенденером. Доказательством такой природы служат: 1) морфолого-анатомическое строение лишайников, показывающее, что фикобионты лишайников являются водорослями, а бесцветные нити между ними — грибными гифами; 2) отсутствие генетических связей между фикобионтами и микобионтами; 3) возможность изолирования водоросли и гриба в чистую культуру; 4) получение на синтетических средах слоевищ лишайников из спор, взятых из спороношений гриба лишайников, и чистых культур соответствующих водорослей.

Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике

В настоящее время сложились три мнения о характере взаимоотношений симбионтов лишайника: 1) паразитизм гриба на водоросли, 2) иллитизм, 3) мутуалистическое сожительство.

Первое мнение основывается на наблюдениях в световой и электронный микроскопы, показавшие, что гриб образует апрессории, давящие на клеточную стенку водоросли, и гаустории, проникающие внутрь клеток фикобионта и приводящие их к гибели. Образование гаусторий не является облигатным и заметно лишь у некоторых клеток. В слоевище лишайника постоянно отмирают клетки водоросли как под влиянием апрессорий и гаусторий гриба, так и в процессе онтогенеза фикобионта без взаимодействия с микобионтом. Отмершие клетки заметны и в сердцевине слоевища, и в коровом слое. Иногда видна некральная (отмершая) зона, что внешне проявляется в изменении цвета коры лишайника. При таких взаимоотношениях гриб может питаться

паразитически за счет живых клеток фикобионта и сапротрофно, употребляя отмершие клетки и продукты их обмена, находящиеся в слизистых выделениях клеток. На возможность двойного способа питания грибов в лишайниках в 30-х годах настоящего столетия обратили внимание русские ученые А. А. Еленкин и А. Н. Данилов, предложившие называть взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике эндопаразитосапрофитизмом. Позднее было установлено, что и фикобионт может иногда переходить к миксотрофному питанию, потребляя разлагающиеся грибные гифы. В то же время микобионт, тесно оплетающий клетки фикобионта абсорбционными органами (апрессориями и гаусториями), истощает их, усваивая продукты метаболизма.

Фикобионты лишайника лишены таких обычных (в зависимости от систематической принадлежности) ассимилятов, как крахмал, липиды, зерна цианофичина и др. Имеются прямые наблюдения о движении углеводов между компонентами лишайника. Установлено, что в лишайниках с синезелеными фикобионтами гриб потребляет глюкозу, у видов с зелеными фикобионтами — многоатомные спирты (рибит или эритрит, или сорбит). Поглощение того или иного спирта зависит от рода фикобионта, являющегося компонентом лишайника.

Исследования метаболизма азота показали, что способностью поглощать связанный и свободный азот обладают преимущественно водоросли. Атмосферный азот фиксируется синезелеными фикобионтами слоевища лишайника. Зеленые фикобионты поглощают связанный азот и наиболее доступная его форма — соли аммония.

В 30—40-х годах XX в. советский ученый П. А. Генкель и независимо от него итальянская исследовательница Ченджа Самбо обнаружили в слоевище некоторых лишайников азотобактер — бактерию, способную усваивать атмосферный азот, и приняли его за третий симбионт лишайников. Аминокислоты, образующиеся в процессе метаболизма фиксированного азота, служат дополнительным источником азотного питания тех лишайников, в которых имеется азотобактер. Однако присутствие азотобактера в лишайниках не облигатно, необязательно, поэтому его нельзя считать третьим компонентом лишайников.

К теории паразитизма близка теория илотизма. Согласно этой теории гриб в слоевище лишайника играет роль регулирующего «хозяина», «эксплуатирующего» водоросль, но создающего условия, при которых фикобионт продолжает жить и размножаться. Действительно, гетеротрофный компонент (микобионт) использует органические вещества, создаваемые автотрофным компонентом (фикобионтом) умеренно, сдержанно, активизируя при этом процесс деления клеток фикобионта.

Сторонники мутуалистического симбиоза компонентов лишайников считают, что фикобионт и микобионт находятся в гармоническом сожительстве, приносящем им взаимную выгоду: водоросль доставляет грибу органические соединения, а гриб водоросли — воду и минеральные вещества. Но подобные взаимоотношения вряд ли могут существовать в природе, где постоянно происходит борьба между живыми организмами. О том, что между компонентами лишайника складываются сложные взаимоотношения, может свидетельствовать медленный рост ли-

шайников. Благодаря незначительному накоплению органического вещества ежегодный прирост слоевищ невелик. Так, накипные лишайники нарастают в среднем на 1—8 мм в год, листоватые и кустистые — от 0,1 до 3,5 см в год, виды кладоний — на 2—5 см.

Таким образом, проблема взаимоотношений микобионта и фикобионта в настоящее время не вполне ясна. Вероятнее всего, взаимоотношения микобионта и фикобионта в отдельных случаях неоднозначны и зависят от многих факторов.

Сложные взаимоотношения между микобионтом и фикобионтом в лишайнике могли возникнуть в результате длительной эволюции. При этом возможны два пути формирования лишайникового симбиоза. Первый путь — от безразличных взаимоотношений между симбионтами, когда гриб питается только за счет слизистых выделений водоросли, к дальнейшему усложнению их, когда к чисто сапротрофному типу питания примешивается элемент паразитизма, при котором микобионт усваивает некоторые продукты метаболизма живых клеток, и, наконец, к случаям непосредственного паразитизма, когда гриб образует гаустории, внедряющиеся в клетки водоросли. Поскольку гаустории образуются не всегда, трудно судить о том, имеется ли здесь угнетение одного симбионта другим, или длительное сосуществование их может продолжаться неопределенно долго. Другой путь формирования лишайникового симбиоза представляют случаи резкого паразитизма гриба на водоросли, когда гифы гриба захватывают колонии водоросли и микобионт при помощи гаусторий питается содержимым клетки. В онтогенезе лишайника развивается симбиоз обоих компонентов, при котором преобладает то один, то другой симбионт в зависимости от условий внешней среды и складывающихся взаимоотношений фикобионта и микобионта.

Компоненты лишайников

Микобионты лишайников относятся в основном к сумчатым грибам — пиреномицетам и дискомицетам. Лишь у некоторых тропических и субтропических видов гриб принадлежит к базидиомицетам. Микобионты небольшого количества лишайников — грибы с неклеточным мицелием и несовершенные грибы.

— Микобионт представлен тонкими (около 3—10 мкм в диаметре) простыми или ветвящимися гифами с двухслойной оболочкой, характеризующимися верхушечным ростом. Гифы разделены поперечными перегородками на клетки, протопласты которых соединены тончайшими цитоплазматическими тяжами (плазмодесмами) через маленькое отверстие (перфорацию) в перегородке. Некоторые гифы имеют толстую оболочку, способную разбухать, впитывая воду и удерживая ее. В оболочках гиф откладываются пигменты, придающие лишайникам своеобразную окраску. Имеются специфические для лишайников жировые клетки (или жировые гифы), в которых жир содержится в виде небольших капель. Переплетаясь, гифы микобионта образуют плектенхиму (ложную ткань), составляющую основу разнообразно дифференцированных слоевищ лишайников.

Фикобионты большинства лишайников относятся к зеленым, а у меньшинства — к синезеленым водорослям. Водоросли лишайников по сравнению со свободноживущими значительно изменены. Так, в слоевищах лишайников у водорослей не развиваются слизистые обертки, уменьшается количество отлагающихся запасных питательных веществ, размеры клеток увеличиваются; колониальные и нитчатые водоросли лишайников часто распадаются на отдельные клетки.

Зеленые водоросли лишайников представлены родами: требуксия — *Trebouxia*, палмелла — *Palmella*, глеоцистис — *Gloeocystis*, коккомицес — *Coccomyces* и другими в виде одноклеточных микроскопически мелких шариков. Из нитчатых зеленых водорослей наиболее широко распространены *Trentepohlia*, принимающая зеленую окраску в слоевище лишайника, *Cladophora*. Зеленые водоросли в слоевище лишайника размножаются простым делением или образуют автоспоры внутри материнской клетки.

Из синезеленых водорослей часто встречаются *Nostoc*, *Anabaena*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Stigonema*, калотрикс — *Calothrix*, дихотрикс — *Dichothrix*, хиелла — *Hyella* и др. В лишайниках у них не образуются гормогонии и споры. Носток в слоевище лишайника распадается на цепочки клеток, иногда располагающиеся группами, а в неслизистых лишайниках — даже на отдельные клетки.

Из желтозеленых (разножгутиковых) водорослей в качестве фикобионта известны представители рода гетерококкус — *Heterococcus*.

До 90 % лишайников содержат водоросли родов *Trebouxia*, *Trentepohlia* или *Nostoc*. Всего в лишайниках встречаются виды 26—28 родов водорослей. Будучи выделенными из лишайников в чистую культуру, водоросли могут вновь образовывать зооспоры и даже гаметы (зеленые водоросли), восстанавливать морфологию свободноживущих форм, гормогонии и споры (синезеленые). В лишайниках имеются фикобионты, неизвестные в свободном состоянии (*Trebouxia*, коккомикса — *Coccomyxa*, лобоккоккус — *Lobococcus*, диплококкус — *Diplococcus* и др.).

Морфология и анатомическое строение лишайников

Форма и величина лишайников разнообразны. Размеры их колеблются от нескольких миллиметров до десятков сантиметров.

По форме различают три основных морфологических типа (жизненных форм) слоевищ лишайников: накипный (корковый), листоватый и кустистый. Между ними существуют переходные формы. Иногда выделяют лепрозные (чешуйчатые) и филаментозные (нитевидные) типы слоевищ.

Наиболее просто организованы накипные или корковые слоевища, имеющие вид порошковатых, зернистых, бугорчатых, гладких налётов или корочек, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений. У некоторых лишайников слоевище так врастает в субстрат, что присутствие лишайника обнаруживается по изменению окраски субстрата и по плодовым телам микоби-

онта, заметным в виде темноокрашенных точек или полос (рис. 336).

Более высокоорганизованные лишайники имеют листоватое слоевище в форме дорзовентральных пластинок, распростертых по субстрату и срастающихся с ним при помощи пучков грибных гиф, называемых ризинами. У немногих видов слоевище прикреплено к субстрату в одном месте при помощи слоевищного выроста — гомфа, образованного грибными гифами. На субстрате листоватые лишайники имеют вид чешуек, розеток или довольно крупных, обычно разрезанных на лопасти пластинок (рис. 337).

Еще выше организованный тип слоевища — кустистое, имеющее форму ветвящихся лент или более толстых, часто разрезанных на лопасти разветвленных стволиков, срастающихся с субстратом только основанием. Кустистые лишайники растут или вертикально вверх от субстрата, или вбок, или свисают вниз в виде более или менее длинных прядей (рис. 338).

Промежуточная форма между накипными и листоватыми такая, у которой слоевище в центре накипное, а по краям листоватое. Между листоватыми и кустистыми также имеются переходные формы (например, виды эвернии — *Evernia*).

Анатомически различают два типа слоевищ лишайников: гомеомерный¹ и гетеромерный². В более примитивных — гомеомерных — клетки фикобионта распределены равномерно в толще слоевища и в слизи, выделяемой ими, по всем направлениям проходят грибные гифы (рис. 339). Примером могут служить виды коллема — *Collema*, нередко встречающиеся на юге на скалах. В сухом состоянии они имеют вид черных ломких корочек или морщинистых подушечек, которые при увлажнении увеличиваются в размерах от разбухания слизи, внутри которой равномерно распределены микобионт и фикобионт. У видов рода лепто-

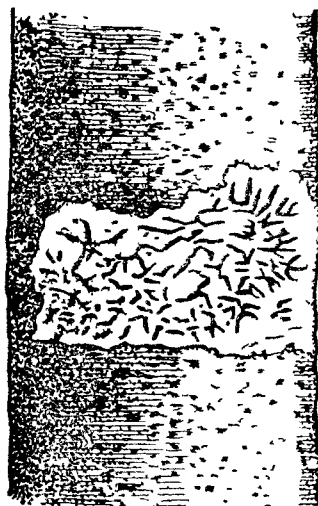


Рис. 336. *Graphis scripta*. Накипное слоевище с гастеротециями



Рис. 337. *Hypogynia physodes*. Листоватое слоевище



Рис. 338. *Cladonia stellaris* (*Cladonia alpestris*). Кустистое слоевище

¹ От греч. «гемойос» — одинаковый, равный, «мерос» — часть, доля

² От греч. «гетерос» — другой, иной, отличающийся, «мерос» — часть, доля.

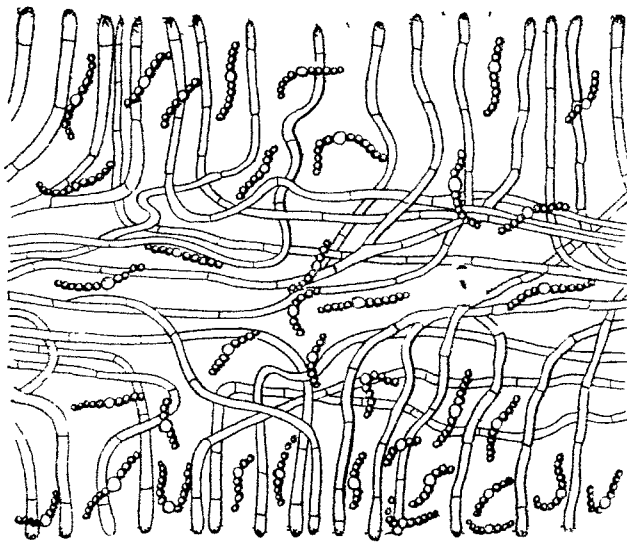


Рис. 339. Вертикальный разрез гомеомерного слоевища

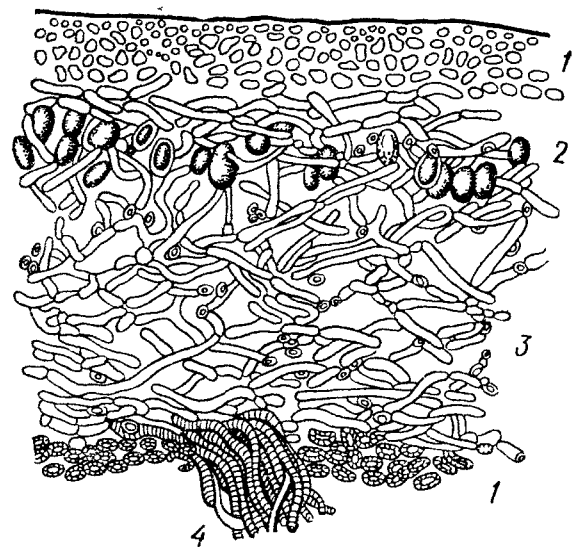


Рис. 340. Вертикальный разрез гетеромерного слоевища:

1 — верхняя и нижняя кора, 2 — водоросли (зона водорослей, альгальная зона, гонидиальный слой). 3 — сердцевина, 4 — ризины

гнум — *Leptogium* наряду с беспорядочным расположением компонентов лишайника заметны нижняя и верхняя кора, образованная одним слоем тесно соединенных грибных гиф.

Большая дифференцировка слоевища наблюдается у гетеромерных лишайников. На поперечном срезе гетеромерного слоевища, например лишайников ксантория настенная — *Xanthoria parietina*, гипогимния вздутая — *Hypogymnia physodes*, различимы несколько слоев (рис. 340). Сверху слоевище покрыто верхней корой, сформированной плотным сплетением грибных гиф. Это плектенхима. Внутри слоевища от плектенхимы гифы лежат рыхло и между ними расположены клетки фикобионта, образующие зону водорослей (альгальная зона, гонидиальный слой). Далее внутри находится сердцевина из рыхло расположенных грибных гиф с большими пустотами, заполненными воздухом. Снизу слоевище покрыто нижней корой, строение которой сходно со строением верхней коры. Из сердцевины через нижнюю кору часто проходят грибные гифы — ризины, при помощи которых лишайники прикрепляются к субстрату. У кустистых лишайников, например у родов усnea — *Usnea*, алектория — *Alectoria*, имеющих гетеромерно-радиальное строение, на поперечном разрезе видны кора, зона водорослей, сердцевина (рис. 341). У накипных лишайников нижней коры нет, так как они срастаются с субстратом сердцевинной. Внутри каждого из трех основных морфологических типов лишайников могут встречаться как анатомически высокоорганизованные слоевища, так и примитивные.

Размножение лишайников

У лишайников существуют три типа размножения: вегетативное, бесполое и половое. Размножается либо собственно лишайник, либо микобионт.

Наиболее часто наблюдается вегетативное размножение, основанное на способности слоевища лишайника регенерировать из отдельных его участков. Оно осуществляется путем фрагментации (отделение участков) слоевища или с помощью специальных образований — соредий, изидий и лобул.

Фрагментация происходит механически. Хрупкие в сухую погоду лишайники легко ломаются от прикосновения проходящих животных или людей, ими же или ветром переносятся на различные расстояния. Отдельные участки лишайника, попав в соответствующие условия, развиваются в новое слоевище.

Соредии — мельчайшие образования, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли и окруженные грибными гифами. Они образуются в зоне водорослей. У одних лишайников соредии развиваются вследствие усиленного размножения в слоевище водоросли и оплетения ее клеток гифами гриба, у других — усиленно растут гифы и опутывают клетки водоросли. Под давлением образующихся соредий кора прорывается и они выходят наружу в виде порошащегося налета. Обособленные скопления соредий называются соралями (рис. 342). Сорали обычно имеют форму округлых или продолговатых пятен, разбросанных по поверхности таллома, или каймы по его краю. Если соредии, разносимые ветром, каплями дождя, попадают в условия, благоприятствующие развитию, то возникает слоевище лишайника. В тех случаях, когда в силу неблагоприятных условий соредии не развиваются в новое слоевище, они обильно размножаются, образуя порошковатые пятна, так называемые л е п р о з н ы е формы. Соредии имеются почти у всех листоватых и кустистых лишайников.

У некоторых лишайников образуются изидии — бугорчатые па-

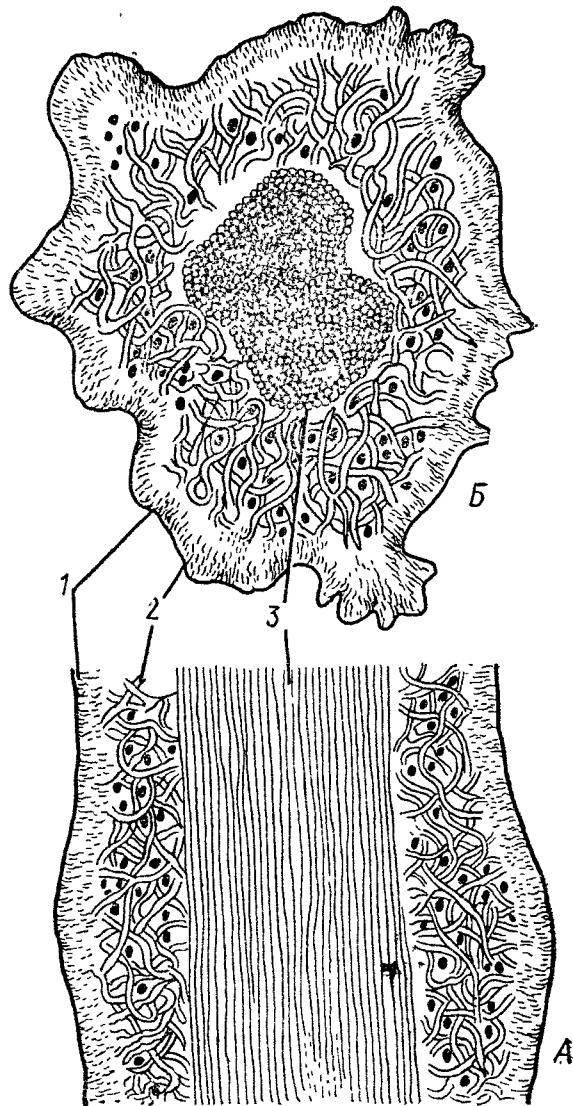


Рис. 341. Продольный (А) и поперечный (Б) разрезы гетеромерно-радиального слоевища *Usnea*:

1 — коровый слой, 2 — зона водорослей (альгальная зона), 3 — сердцевина

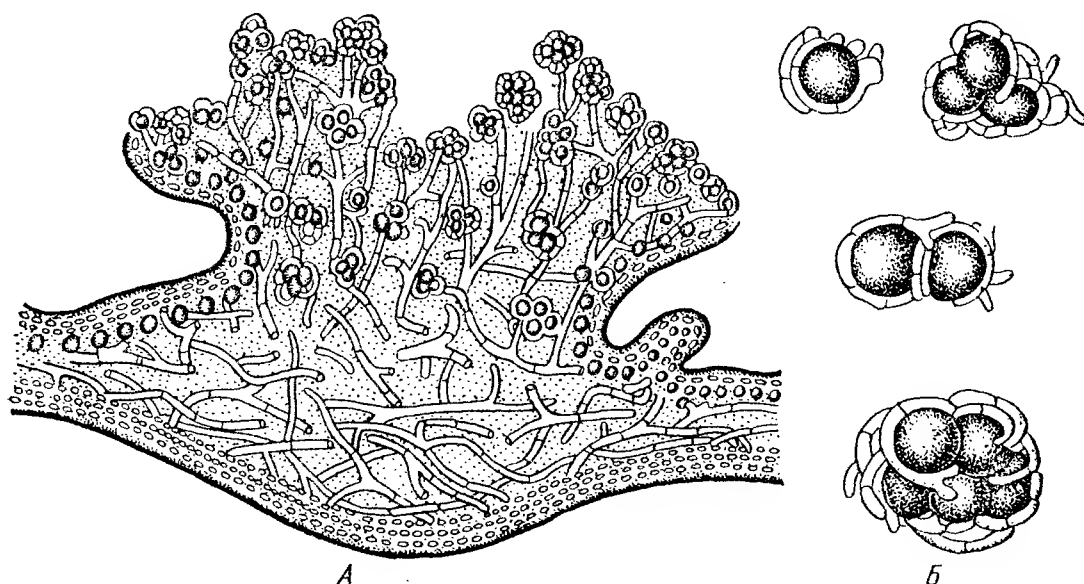


Рис. 342. Строение соралей. А — сораль; Б — отдельные соредии

лочковидные выросты на верхней поверхности слоевища, состоящие из фикобионта и микобионта (рис. 343). От соралей изидии отличаются тем, что они покрыты корой. Отламываясь, изидии разносятся дождем или ветром и в благоприятных условиях развивают новое слоевище. Являясь выростами слоевища, изидии увеличивают ассимиляционную поверхность, способствуя повышению фотосинтетической активности лишайника за счет фикобионта изидии.

Лобули имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально на поверхности слоевища или по его краям. Они напоминают изидии (рис. 344).

При бесполом размножении микобионта в пикнидиях образуются пикноконидии, или стилоспоры (рис. 345). Пикноконидии ли-

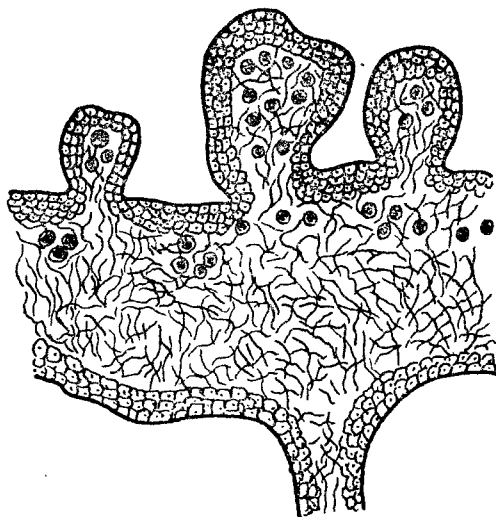


Рис. 343. Вертикальный разрез слоевища с изидиями

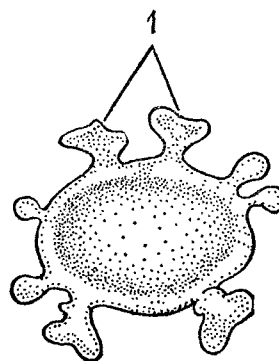


Рис. 344. Лобули (1) на апотеции *Peltigera canina*

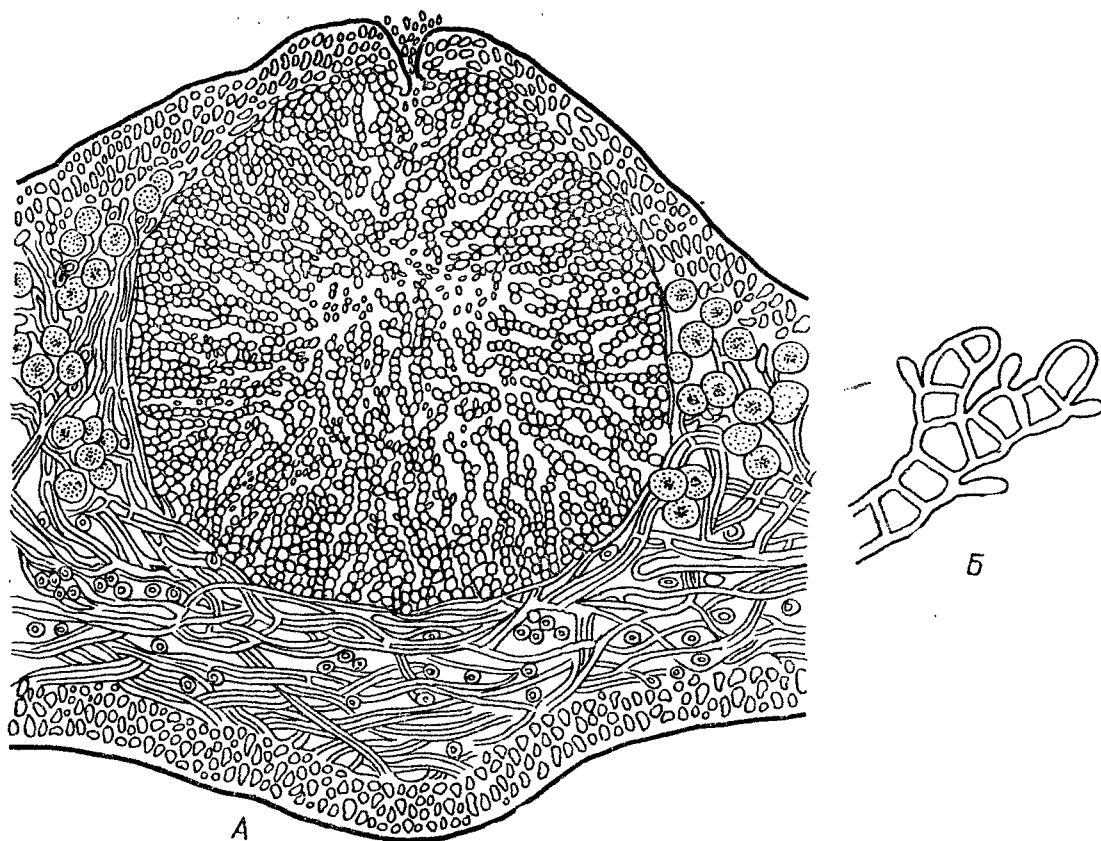


Рис. 345. Пикнидии (продольный разрез), А — пикнидии; Б — окончания гиф с пикноконидиями

шайников очень разнообразны по форме и величине. Несмотря на то что пикнидии обычно относят к органам бесполого размножения, некоторые лишенологи принимают их за мужские половые органы лишайника, а пикноконидии — за мужские половые элементы.

Половой процесс у сумчатых лишайников изучен недостаточно, хотя в общих чертах он аналогичен половому процессу свободноживущих грибов. До сих пор у исследователей о половом процессе лишайников нет единого мнения. Одни авторы считают, что у них пикноконидии оплодотворяют женский половой орган — архикарп, состоящий из двух частей: аскогона — в виде спирально закрученной гифы и трихогины — в виде тонкой гифы, отходящей вверх от аскогона (рис. 346). Другие придерживаются мнения, что у лишайников оплодотворение редуцировано: в разрастающемся аскогоне ядра попарно группируются в дикарионы, которые переходят в клетки аскогенных гиф, вырастающих из аскогона. Из этих двухъядерных клеток развиваются молодые сумки. По созревании сумок ядра дикариона сливаются в диплоидное ядро (кариогамия). Затем следует редукционное деление (мейоз) ядра с образованием гаплоидных ядер, вокруг которых формируются сумкоспоры. Цитологические исследования показали, что в гифах микобионта наблюдается чередование ядерных фаз: гаплоидная фаза (от редукционного деления ядра до объединения ядер в дикарионы), дикариофаза

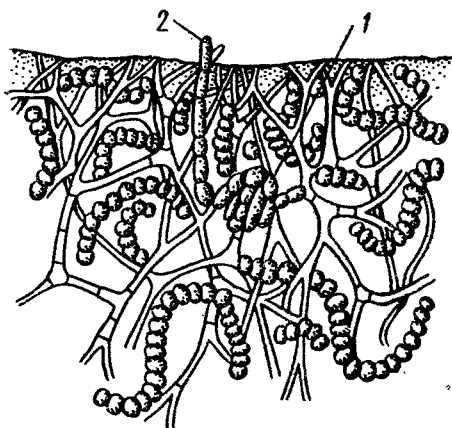


Рис. 346. *Collema* (продольный разрез). Виден многоклеточный архикарп, состоящий из аскогона (1) и трихогины (2)

закладываются архикарпы. Затем в строме появляются особые полосы — локулы, в которых формируются сумки со спорами. Кроме сумок в локулах имеются парафизоиды — остатки стромы в виде вертикально расположенных гиф, срастающихся своими вершинами. У аскогимениальных лишайников архикарпы закладываются в верхней части сердцевинного слоя. В плодовых телах формируется настоящий гимениальный слой из вертикально стоящих сумок со спорами и парафиз — бесплодных вытянутых гиф, не срастающихся вершинами. У сумчатых лишайников имеются перитеции или апотеции.

Перитеции более или менее погружены в слоевище лишайника и их устья заметны в виде темных точек. Типичный гимениальный слой, состоящий из сумок и парафиз, располагается на внутренней, чашевидно вогнутой поверхности перитеция и заметен на ранних стадиях развития плодового тела. Впоследствии парафизы исчезают, ослизняясь и растворяясь. Под гимением залагается гипотеций. В верхней части перитеция развиваются перифизы — нежные, нитевидные выросты, защищающие выводное отверстие. Обычно перитеции окружены темного цвета оберткой, состоящей из трех слоев: внутреннего —

(от группировки ядер в дикарионы до кариогамии), диплофаза (от кариогамии до редукционного деления).

У базидиальных лишайников половой процесс еще менее изучен, но имеются данные о том, что вместо оплодотворения осуществляется апогамный процесс.

Плодоношения сумчатых лишайников многолетние, а у базидиальных — однолетние или малолетние.

Развитие плодовых тел у сумчатых лишайников протекает двумя путями и на основе их онтогенеза сумчатые лишайники разделяют на две группы: асколокулярные и аскогимениальные. У асколокулярных лишайников развитие плодовых тел начинается с возникновения тесного переплетения гиф — стром, где

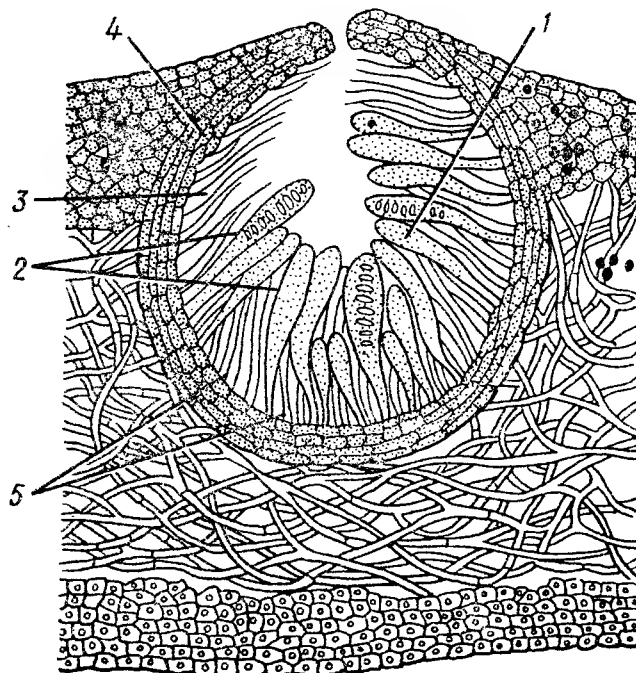


Рис. 347. Перитеций (продольный разрез): 1 — гимениальный слой, 2 — сумки, 3 — перифизы, 4 — эксципул, 5 — гипотеций

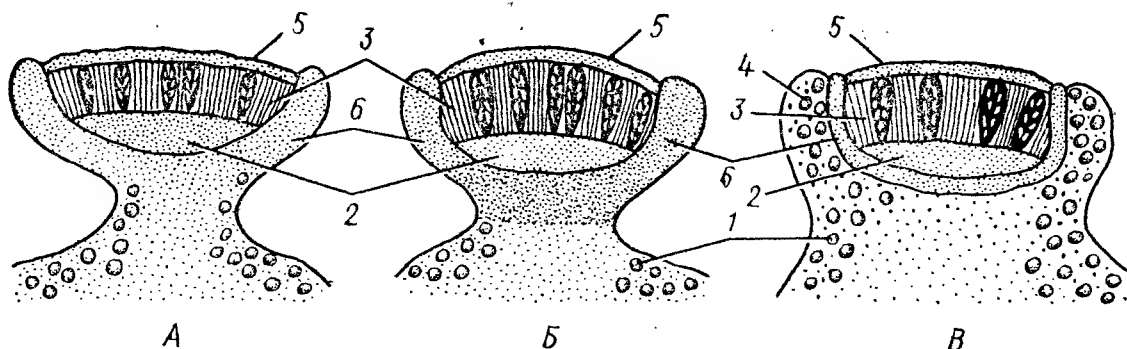


Рис. 348. Продольный разрез через апотеции разных типов. А — биаторовый, В — лецидеевый; В — леканоровый:

1 — зона водорослей (альгальная зона); 2 — гипотеций, 3 — гимениальный слой, 4 — слоевищный край, 5 — эпитеций, 6 — эксципул

эксципула, среднего — хламиса и наружного — покрывки (рис. 347). Внутренняя полость перитеция заполнена слизью.

Апотеции находятся на поверхности слоевища и видны в виде небольших чашечек, блюдец, бугорков, дисков. Апотеции в виде вытянутых линий называют гастеротециями.

В зависимости от строения различают три основных типа апотециев: леканоровый, лецидеевый, биаторовый (рис. 348). Эти названия произошли от латинских наименований родов лишайников: леканора — *Lecanora*, лецидея — *Lecidea*, биатора — *Biatora*. На разрезе всех типов апотециев заметны следующие слои. Эпитеций — верхняя часть плодоносящего слоя, где концентрируются верхушки парафиз. Он прикрывает теций, или гимениальный слой, состоящий из сумок и парафиз. Сумки обычно находятся на разных стадиях развития. Под тецием развивается гипотеций, или субгимениальный слой, где закладываются сумки.

У леканоровых апотециев имеется еще слоевищный край, образованный грибами гифами и клетками фикобионта, вследствие чего край апотеция по цвету отличается от диска. Здесь водоросли присутствуют и в слоевище под апотецием. У лецидеевых апотециев развивается собственный край, образованный только гифами гриба. Цвет диска и края лецидеевых апотециев одинаков, обычно черный, слоевищный край отсутствует. Фикобионт отсутствует и в нем, и под апотецием. По строению к лецидеевым апотециям близки биаторовые, отличающиеся более мягкой консистенцией и яркой окраской. Строение апотециев наследственно постоянно и систематически важно. Лецидеевые и биаторовые апотеции, возможно, более примитивны, чем леканоровые, у которых благодаря присутствию водорослей в слоевищном крае обеспечивается лучшее питание гимения.

Сумки у большинства лишайников унитункатные, имеют одну оболочку, а освобождение спор происходит с помощью верхушечного (апикального) аппарата. У некоторых родов сумки битункатные, с двумя оболочками. Из таких сумок споры выбрасываются через раз-

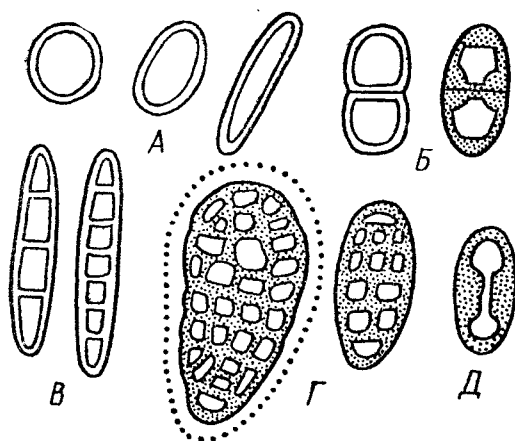


Рис. 349. Аскоспоры. А — одноклеточные; Б — двухклеточные; В — многоклеточные с поперечными перегородками; Г — муральные (с поперечно-продольными перегородками); Д — биполярные

рыв внешней оболочки, будучи заключенными в тонкую внутреннюю оболочку, впоследствии исчезающую.

В сумках образуются аскоспоры. Они разнообразны по величине и форме, специфичны для отдельных родов лишайников (рис. 349). Размеры их колеблются от одного до 300 мкм, наиболее обычный размер 10—20 мкм. По форме аскоспоры округлые, веретеновидные, палочковидные, яйцевидные, нитевидные и т. д. Они бывают одно-, дву- и многоклеточные, имеющие только продольные или продольно-поперечные перегородки (муральные). Только у лишайников встречаются биполярные споры — двухклеточные споры с утолщенной перегородкой, разделяющей обе клетки и занимающей большую часть споры. Толстая перегородка пронизана узким, иногда слабо заметным канальцем. По созревании сумок аскоспоры выбрасываются наружу.

Некоторые роды — эндокарпон (*Endocarpon*) и др. — содержат гимениальные водоросли, т. е. фикобионт, попадающий в закладывающиеся плодовые тела и размножающийся в них. Созревшие споры выбрасываются вместе с фикобионтом, используемым прорастающими спорами грибов для формирования слоевища лишайника.

Выбрасываемые из апотециев и перитециев споры лишайникового гриба прорастают в гифы, которые, ветвясь и переплетаясь, развивают зачаточные слоевища, называемые прототалломом. Для дальнейшего формирования настоящего лишайника необходим контакт прототаллома с определенными водорослями и соответствующие экологические условия.

Экологические группы лишайников

По отношению к субстрату и факторам окружающей среды лишайники подразделяют на ряд экологических групп. Различают лишайники, растущие на почве, деревьях, камнях и других субстратах, которых насчитывается свыше 200. Основное условие поселения лишайников — длительная неподвижность субстрата. Трофические (пищевые) связи, вероятно, не имеют большого значения, хотя известны группы лишайников, предпочитающие субстраты с определенными химическими свойствами.

Среди эпигейных (напочвенных) лишайников различают кочующие формы, у которых связь с почвой практически отсутствует и они переносятся ветром (например, пармелия блуждающая — *Parmelia vagans*, аспицилия съедобная — *Aspicilia esculenta* и др.), и постоянно

прикрепленные формы. Последние поселяются на бедных питательными веществами почвах (песчаных, торфянистых и т. п.), малопригодных для развития других растений. Огромные пространства тундр и лесотундр покрыты лишайниками, среди которых преобладают виды кладония — *Cladonia*, кладина — *Cladina*, алектория — *Alectoria*, цетрария — *Cetraria*, стереокаулон — *Stereocaulon* и др. Обычна охролехия виннокаменная — *Ochroleuchia tartarea*, обрастающая беловатой корочкой мхи и другие растения. В лесах эпигейные лишайники встречаются в редколесье и на опушках, где обычны виды *Cladonia*, *Cladina*, пельтигера — *Peltigera* и др. В сухих борах-беломошниках развит лишайниковый покров из кустистых лишайников. На замшелых отмерших стволах деревьев в лесах северной и умеренной зон флора лишайников близка к флоре напочвенных лишайников и представлена видами *Cladonia*, *Cladina*, *Peltigera*, беомицес — *Baeomyces*, *Cetraria*, нефрома — *Nephroma* и др. Эпигейные лишайники, развивающиеся в пустынях и полупустынях, обычно представлены накипными формами, хорошо различимыми лишь во влажный период года.

Эпифитные лишайники, растущие на стволах и ветвях деревьев и кустарников, включают накипные, кустистые и листоватые формы. Среди накипных имеются гипофлеодные виды, слоевища которых развиваются под корой, и эпифлеодные, слоевища которых произрастают на коре. Среди лишайников рода графис — *Graphis* есть виды с гипофлеодными и эпифлеодными слоевищами. Эпифлеодное слоевище характерно для графиса письменного — *G. scripta*, развивающегося на гладкой коре многих древесных пород. К наиболее распространенным эпифитным кустистым и листоватым лишайникам относятся виды *Parmelia*, *Hypogymnia*, фисция — *Physcia*, *Evernia*, *Cetraria*, *Usnea* и др. Имеется некоторая приуроченность разных видов лишайников к древесным породам и частям деревьев (основанию, средней и верхней части стволов и ветвям). Ведущие факторы адаптации к этим условиям — физические и химические свойства коры, освещенность и влажность. Во влажных условиях горных ущелий эпифитные лишайники затрудняют доступ воздуха к коре, способствуют накоплению влаги и являются приютом для насекомых и грибов, многие из которых разрушают древесину. Возможен переход эпифитных лишайников с коры на мелкие веточки, листья и хвою (например, *H. physodes* может развиваться и на хвое елей).

Эпифильные лишайники, растущие на листьях и хвое вечнозеленых пород, немногочисленны и произрастают главным образом в тропиках и субтропиках. Развиваются они на поверхности листьев, редко проникая в их ткани. Вопрос о паразитизме лишайников до сих пор не решен, хотя имеются наблюдения, что среди эпифильных лишайников существуют переходные формы от чистого эпифитизма к умеренному паразитизму. На юге СССР на листьях чая паразитирует катиллярия бутеля — *Catillaria bouteillei*. Снижая фотосинтез, этот лишайник ослабляет чайный куст.

К эпиксильным лишайникам, развивающимся на обработанной, обнаженной или гниющей древесине, относятся многочисленные виды накипных, листоватых и кустистых лишайников. Видовой

состав их близок к флоре лишайников других субстратов данной местности.

Эпилитные лишайники развиваются на каменистом субстрате. Среди них есть виды с накипными, листоватыми и кустистыми слоевищами. Накипные могут быть эндолитными — со слоевищем, целиком погруженным в субстрат, и полуэндолитными, у которых внутри субстрата находится только сердцевина и прикрепляющие слоевище гифы, а верхняя кора и альгальная зона — наверху каменистого субстрата. Из лишайников с накипными слоевищами на камнях произрастают виды плакопис (*Placopsis*), веррукария (*Verrucaria*), леканора (*Lecanora*), лецидея (*Lecidea*), биатора (*Biatora*), ризокарпон (*Rhizocarpon*) и др., с листоватыми — виды *Parmelia*, *Cetraria*, *Physcia*, дерматокарпон (*Dermatocarpon*) и др., с кустистыми — виды сферофорус (*Sphaerophorus*), стереокаулон — *Stereocaulon* и др. Среди эпилитных лишайников имеются кальциефильные виды, поселяющиеся на известняках и других горных породах, содержащих известь, и кальциефобные, растущие на гранитах и других неизвестковых породах.

Амфибические (водные) лишайники произрастают в непосредственной близости от воды (в зоне брызг, приливов, прибоев, часто заливаемой водой) или погружены в воду. Одним из приспособлений к жизни в этих условиях является защита органов размножения лишайникового гриба, которые закладываются глубоко в слоевище. Примером может быть *Dermatocarpon miniatum*.

Ареалы, т. е. области распространения лишайников, различны, эти организмы встречаются во всех ботанико-географических зонах. Наибольшего развития они достигают в умеренных и холодных областях, в горах. Значительно реже они встречаются в очень влажных и теплых зонах (тропиках), а также в сухих местностях (пустынях). Среди лишайников выделяют эврихорные виды с обширным ареалом и стенохорные — с более узким ареалом. Распространение лишайников обусловлено многими факторами, из которых основные — их способность противостоять неблагоприятному воздействию среды, массовое размножение, дальность и скорость переноса диаспор¹. Из факторов среды на распространение лишайников влияют температура, влажность и условия освещенности. От других растений они отличаются эвритермностью — развитием в условиях широкой амплитуды температур, например ризокарпон географический — *Rhizocarpon geographicum*, пельтигера собачья — *Peltigera canina* и др., встречающиеся от Арктики до тропиков. Распространение лишайников лимитирует отсутствие подходящего субстрата. Особенно это касается литотических лишайников, развивающихся на горных породах. Для них характерна стеноитопность, т. е. узкий ареал, связанный с присутствием определенной горной породы. В отличие от них эвритопностью характеризуются виды, нетребовательные к субстрату. Например, *Xanthoria parietina* отмечена на мхе, растительных остатках,

¹ Под диаспорами подразумевают часть растения, естественно отделяющуюся от него и служащую для размножения.

коре деревьев, выходах горных пород, железе, костях, рогах, черепице, кусках свинца, стекле, картоне, шлаке, старых плодовых телах трутовиковых грибов, слоевищах разных лишайников и других субстратах.

Указанные экологические особенности лишайников накладывают отпечаток на их географию.

Значение лишайников

Как авто-гетеротрофные компоненты биогеоценозов, лишайники одновременно аккумулируют солнечную энергию и разлагают органические и минеральные вещества. Первыми колонизируя субстраты, непригодные для поселения других растений (например, скалы, горные отвалы и др.), лишайники постепенно разрушают их. В результате их жизнедеятельности как пионеров растительности подготавливается почва для постепенной сукцессии (смены) одних лишайников другими и поселения сосудистых растений. Долговечность, нетребовательность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды делают лишайники в некоторых биогеоценозах (например, тундровых) основными компонентами. Значение лишайников во флоре того или иного биогеоценоза определяется лишайниковым коэффициентом (ЛК), отражающим отношение количества видов лишайников к числу видов высших растений. Чем выше этот коэффициент, тем большее значение имеют лишайники на определенной территории (например, ЛК Эстонской ССР — 0,54, п-ва Таймыр — 4, Антарктиды — 117). Биомасса лишайников разных территорий неодинакова, наибольшая — в тундрах.

Распределение лишайников на территории зависит от многих причин, в том числе и от степени загрязнения воздуха. Они могут служить индикаторами его чистоты. Особенно заметна разница в количестве и видовом составе лишайников при сравнении их флоры в естественных и культурных фитоценозах (например, в городских зеленых насаждениях).

Имеются виды лишайников, устойчивых (полеотолерантных) к городской среде и неустойчивых. Выявлена корреляция между загрязнением воздуха отходами промышленных производств (серным диоксидом, окислами азота, соединениями фтора и т. п.) и видовым разнообразием лишайников: чем выше загрязнение атмосферы, тем менее богата их флора. При повышении загрязнения воздуха отмечается последовательное исчезновение лишайников: сначала вымирают кустистые, потом листоватые, затем накипные. Наиболее устойчивы к загрязнению некоторые виды *Xanthoria*, *Physcia*, анаптихия — *Anaptychia*, *Lecanora* и др.

Лишайники тундр служат основным кормом северных оленей, и миграция этих животных по тундре объясняется поисками лучших пастбищ. Кроме оленей, виды «оленьего мха» (ягеля): *Cladina rangiferina* (*Cladonia rangiferina*), *Cladina stellaris* (*Cladonia alpestris*), *Cladina arbuscula* (*Cladonia sylvatica*), *Cladonia mitis* — могут потреблять и другие сельскохозяйственные животные — свиньи, овцы, коровы.

Некоторые виды улиток и другие беспозвоночные животные также питаются лишайниками.

Значение лишайников в рационе человека невелико, хотя известно, что в Японии готовят различные блюда из умбиликарии съедобной — *Umbilicaria esculenta*, в пустынях Среднего Востока потребляют аспидию съедобную — *Aspicilia esculenta* (лишайниковую манну), в Египте при выпечке хлеба для его ароматизации добавляли эвернию шелушащуюся — *Evernia furfuraceae*. Многие виды лишайников являются продуцентами желирующих веществ, применяемых в кондитерской промышленности. В качестве источника витамина С известна цетрария клобучковая — *Cetraria cucullata*. Во время Великой Отечественной войны в СССР был разработан способ промышленного получения глюкозы из слоевищ лишайников.

Некоторые виды лишайников (рочелла фукоидная — *Rochella fucoides*, *Ochrolechia tartarea*) ранее применялись для получения красок и лакмуса. Вещества, экстрагируемые из видов *Evernia*, рамалина — *Ramalina*, *Parmelia*, используются в парфюмерной промышленности.

Многие лишайники продуцируют антибиотические вещества. К их числу относится усниновая кислота, образуемая *U. hirta*, *Alectoria ochroluca*, *Cladonia deformis* и др. На основе этой кислоты советскими исследователями создан противовоспалительный препарат «Бинан» (натриевая соль усниновой кислоты), применяемый в медицине.

При определении возраста горных пород и в археологии в последнее время применяют метод лихенометрии, основанный на знании ежегодного прироста лишайников, растущих на определенном субстрате и в определенной климатической области.

Среди лишайников почти нет ядовитых видов, хотя известны ядовитые свойства летарии вульпины — *Letharia vulpina* и некоторых других лишайников, содержащих вульпиновую кислоту, которая вызывает раздражение дыхательного, вазомоторного и рвотного центров центральной нервной системы млекопитающих, сопровождающееся затруднением дыхания, судорогами, повышением кровяного давления. Некоторое ядовитое действие оказывает на животных поедаемая ими *Xanthoria parietina* и др.

Систематика лишайников

До сих пор справедливы слова К. А. Тимирязева, назвавшего лишайники «растениями-сфинксами». Эта загадочность лишайников приводит к тому, что в системе растительного мира лишайникам отводят разные места. В настоящее время имеется два взгляда на положение лишайников в системе.

Сторонники одного из них считают лишайники самостоятельным таксоном. Выделяют три группы признаков, присущих только лишайникам, качественно отличным от грибов и водорослей организмам:

1. Морфологические признаки — наличие специфических жизненных форм, отсутствующих у грибов и водорослей, например накипные или кустистые слоевища.

2. Биологические признаки. Из всех растений только лишайники

имеют специфический способ размножения как комплексный организм при помощи соредий, изидий и т. п., только лишайники способны осваивать субстрат, казалось бы, непригодный для роста растений, например камни, скалы и т. д.; только лишайники обладают особым типом метаболизма и очень медленным ростом.

3. Химические признаки. В процессе жизнедеятельности лишайников как комплексных организмов образуются специфические лишайниковые вещества, отсутствующие у грибов и водорослей.

Сторонники второго взгляда считают лишайники биологической, а не систематической группой и присоединяют их к соответствующим группам грибов, рассматривая их как лишенизированные грибы. Свое мнение они основывают на формообразующей роли микобионта в слоевище.

Классификация лишайников базируется на характере плодоношения микобионта, его онтогенеза, строения сумок и морфологических особенностях слоевища. Фикобионт не играет большой роли в систематике лишайников, хотя часто используется при разграничении семейств. Предпринимаются попытки создать классификацию лишайников на основе химизма слоевищ.

Известно несколько систем лишайников. Наиболее широко распространена (с некоторыми изменениями) система А. Цальбрукнера (1922—1940), в основе которой лежит принцип размножения лишайников. В соответствии с систематическим положением микобионта лишайники делят на четыре класса.

КЛАСС ФИКОЛИХЕНЕС — PHYCOLICHENES

Микобионты — грибы с неклеточным мицелием, фикобионты — синезеленые водоросли из рода *Nostoc*. Класс включает один порядок геосифоновые — *Geosiphonales* (сомнительная группа) с одним родом геосифон — *Geosiphon*. Геосифон пириформе — *G. pyriforme* известен в Средней Европе.

КЛАСС СУМЧАТЫЕ — ASCOLICHENES

Микобионты — сумчатые грибы. Плодоношение — перитеции или апотеции с разным типом онтогенеза.

ПОДКЛАСС ПИРЕНОКАРПОВЫЕ — PYRENOCARPEAE

Этот подкласс объединяет один порядок пиренокарповые — *Pyrenocarpaceae* (около 70 родов). Плодовые тела — перитеции. Для одних родов характерен аскогимениальный тип онтогенеза, для других — асколокулярный. У большинства слоевища накипные, эпилитические или эндолитические, эпифлеодные или гипофлеодные, у немногих — листоватые и у совсем незначительного количества — кустистые. Слоевища гомомерные или гетеромерные. У большей части фикобионты — зеленые

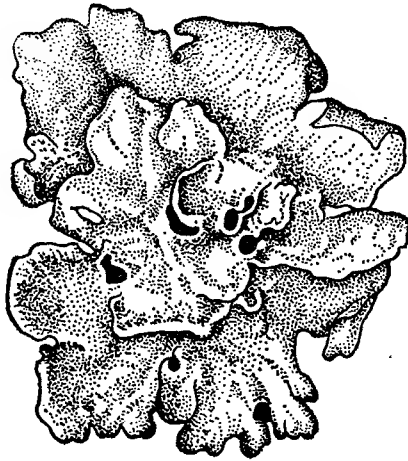


Рис. 350. Слоевище *Dermatocarpon miniatum*

водоросли (*Trentepohlia* и др.), у немногих — синезеленые (*Nostoc* и др.).

Накипные кальциефильные слоевища имеются у видов рода веррукария — *Verrucaria*. На коре деревьев развиваются накипные слоевища видов родов пиренула — *Pyrenula* и лепторафис — *Leptorhaphis*. Род *Dermatocarpon* объединяет лишайники с чешуйчатыми или листоватыми слоевищами (рис. 350). В битуникатных сумках содержится по две — восемь спор. Род *Endocarpon* отличается от предыдущего наличием в сумках муральных спор.

ПОДКЛАСС ГИМНОКАРПОВЫЕ — GYMNOCARPEAE

Плодовые тела — апотеции, реже гастеротеции. Онтогенез плодовых тел аскогимениального типа, сумки унитуникатные. Только у представителей порядка артониевые — *Arthoniales* сумки битуникатные, а онтогенез плодовых тел промежуточного типа, сочетающий черты аскогимениального и асколокулярного типов. Слоевища гомеомерные или гетеромерные, накипные, листоватые или кустистые. Фикобионты — синезеленые водоросли (чаще *Nostoc*) или зеленые водоросли (чаще *Trebouxia*). Подкласс включает четыре порядка (свыше 250 родов).

СЕРИЯ ПОРОШКОВАТОПЛОДНЫЕ — CONIOSCARPIDAE

Порядок калицевые — Caliciales

Лишайники этого порядка отличаются от всех других тем, что сумки в апотециях рано разрушаются и освободившиеся споры свободно лежат между выступающими парафизами, образуя порошковатую массу — мацедий (мазедий). За такую особенность эти лишайники часто называют порошковато-плодными. У калицевых эволюционно выработался ряд приспособлений для лучшего распространения спор ветром: апотеции на слоевищах располагаются на ножках разной высоты или на разветвленных прямостоящих кустиках. Слоевища чаще накипные, реже листоватые или кустистые. Фикобионт — *Chlorella*, *Stichococcus*, *Trentepohlia*.

Виды родов калициум — *Calicium* и кониоцибе — *Coniocybe* развиваются на коре, мертвой древесине хвойных и лиственных пород, иногда на почве и растительных остатках в затененных местах в

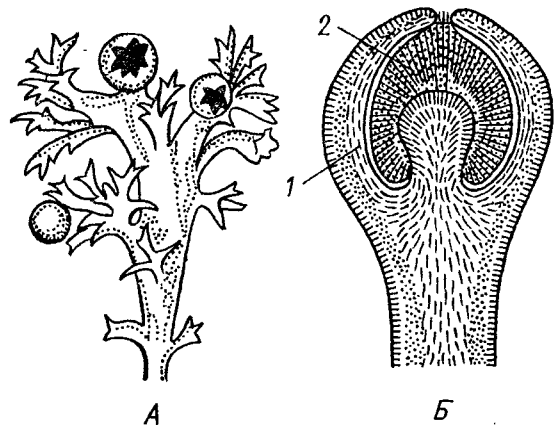


Рис. 351. *Sphaerophorus*. А — отдельная веточка с апотециями; Б — продольный разрез через апотеций:

1 — эксципул, 2 — мацедий

виде порошковатых тонких корочек. У представителей первого рода споры одно-, двухклеточные, коричнево-серые, у второго — одноклеточные, бесцветные или желтоватые. Виды *Sphaerophorus* — кустистые, часто древовидно разветвленные лишайники, обитающие на камнях и почве (рис. 351).

Порядок артониевые — Arthoniales

Порядок объединяет формы с апотециями или гастеротециями, особенность которых — отсутствие слоевищного и собственного края. Онтогенез плодового тела промежуточного или асколокулярного типа, сумки битуникатные. Слоевища — от накипных до разветвленных. Фикобионты — нитчатые или одноклеточные зеленые водоросли, чаще *Trentepohlia*. Род артония — *Arthonia* объединяет формы с гомеомерными, гипофлеодными, накипными слоевищами. Артония лучистая — *A. radiata* развивается на коре лиственных пород. У высокоорганизованных форм слоевище кустистое, плодовые тела в виде апотециев, например у *Roccella fucoides*.

Порядок графидовые — Graphidales

Для представителей порядка характерны плодовые тела в виде гастеротециев, имеющих форму простых или разветвленных линий. Диск гастеротеция узкий, углубленный, с приподнятым краем. Гастеротеции развиваются по аскогимениальному типу. Сумки унитарные, слоевище накипное. Фикобионт — *Trentepohlia*. Род *Graphis* (например, *G. scripta*) встречается на коре лиственных пород в виде серых пятен с хорошо заметными гастеротециями в виде черных, извилистых или ветвистых линий, напоминающих восточные письмена (см. рис. 336; 352). В сумках по восемь многоклеточных спор.

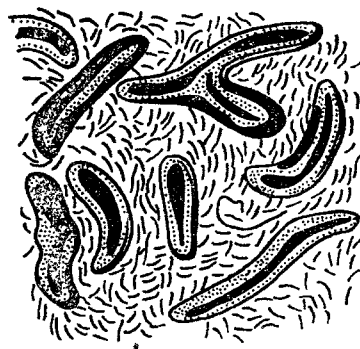


Рис. 352. Гастеротеции *Graphis scripta*

СЕРИЯ КРУГЛОПЛОДНЫЕ — CYCLOCARPIIDAE

Серия включает свыше 10 порядков и около 30 семейств. По форме апотеции округлые, блюдцеобразные, более или менее выпуклые, хотя у некоторых погружены в слоевище, похожи на перитеции и имеют узкое отверстие. По строению апотеции лецидеевые, биаторовые, леканоровые, развивающиеся по аскогимениальному типу онтогенеза. Сумки унитарные. Споры одноклеточные или многоклеточные, различного строения и цвета (бесцветные или коричневые). Фикобионты у большинства зеленые (чаще *Trebouxia*), у меньшинства — синезеленые водоросли, в некоторых семействах встречаются оба типа фикобионтов и апотеций различного строения. Слоевища разнообразной величины, формы и анатомического строения: накипные, листоватые, кустистые,

гомеомерные, гетеромерные. Разграничение на семейства проводят по анатомо-морфологическому строению апотециев, слоевищ, морфологии спор, виду фикобионта и т. д.

Не останавливаясь на характеристике порядков и семейств, рассмотрим главнейшие роды.

Роды коллема — *Collema* и лептогиум — *Leptogium* характеризуются леканоровыми апотециями и гомеомерными слоевищами. У видов рода *Collema* коры нет, а у *Leptogium* кора имеется.

У видов родов *Peltigera*, *Nephroma* слоевища крупнолистоватые. Виды *Peltigera* (около 70) эпигейные, обычно с хорошо различимыми по цвету верхней и нижней сторонами. На нижней стороне хорошо заметна сеть жилок, а нижний коровый слой обычно не развивается. На верхней коре у некоторых видов образуются цефалодии (пелтигера пупырчатая — *P. apthosa*, рис. 353), у других их нет — *P. canina*. Апотеции развиваются на верхней стороне лопастей, не имеют ни талломного, ни слоевищного края.

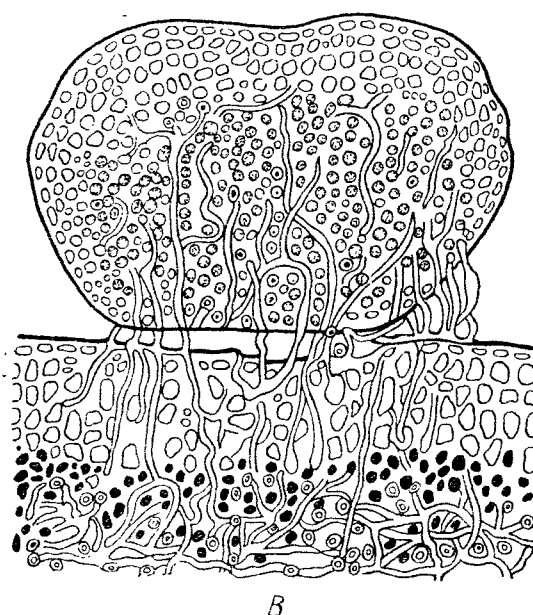
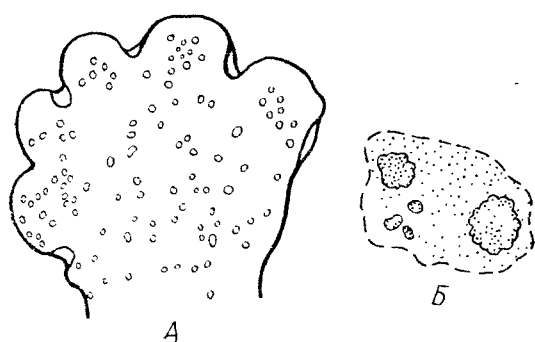


Рис. 353. Слоевище *Peltigera apthosa*. А — общий вид; Б — часть слоевища с цефалодиями; В — продольный разрез цефалодия при большом увеличении

Род нефрома — *Nephroma* объединяет виды, у которых апотеции развиваются на нижней стороне концов лопастей и жилки на нижней стороне не образуются. Слоевище гетеромерное. Нефрома арктическая (*N. arcticum*) обитает на мшистых скалах или на земле во многих районах севера в виде слоевищ зеленовато-желтого или соломенно-желтого, снизу черного цвета.

Род лобария — *Lobaria* включает около 70 видов с выемчатой поверхностью слоевища, на выступающих ребрах обычно распо-



Рис. 354. Часть верхней поверхности слоевища *Lobaria pulmonaria*: 1 — сорали

ложены сорали и изидии. Лобария легочная — *L. pulmonaria* произрастает на коре деревьев или на скалах, прикрепляясь к субстрату при помощи гомфа (рис. 354). Апотеции леканорового типа.

Род лецидея — *Lecidea* включает накипные лишайники с лецидеевыми (и биаторовыми) апотециями. Представители его (около 1500 видов) встречаются на скалах, валунах, коре деревьев. В булаво-видных сумках содержатся восемь (редко 16) одноклеточных бесцветных спор. На коре осин обычна лецидея бородавчатая — *L. glomerulosa*. На каменистом субстрате, обнаженной и гниющей древесине, на мхах, растительных остатках произрастают виды рода биатора — *Biatora* (более 500 видов) с биаторовыми апотециями, диск которых почти черный, но с красноватым оттенком и мягким эксципулом. Биатора вернадис — *B. vernalis* широко распространена на всех континентах. У видов рода ризокарпон — *Rhizocarpon* (150 видов) имеется подслоевище, на котором развиты черные апотеции. *R. geographicum* в виде лимонно- или соломенно-желтых потрескавшихся корочек, хорошо заметных на черном подслоевище, обычен на голых валунах и скалах.

Роды кладония — *Cladonia* (более 200 видов), кладина (*Cladina*) (до 100 видов) и стереокаулон — *Stereokaulon* (80 видов) имеют слоевище, состоящее из двух частей: первичного слоевища — горизонтального, в виде чешуек, мелких лопастей, часто исчезающих, и вторичного слоевища — вертикального, в виде подеция или псевдоподеция. Подеции и псевдоподеции отличаются происхождением: псевдоподеции возникают экзогенно из поверхностных слоев бугорков первичного слоевища, а подеции — эндогенно. На них часто развиваются чешуйки разнообразной формы — филлокладии, увеличивающие фотосинтетическую поверхность. Подеции и псевдоподеции хорошо развиты и разнообразны по форме: бородавчатые, шиловидные, кубковидные (сцифовидные), простые или кустистые, на поперечном разрезе округлые. На концах подециев развиваются лецидеевые (реже биаторовые и еще реже леканоровые) апотеции. Фикобионт — *Trebouxia*.

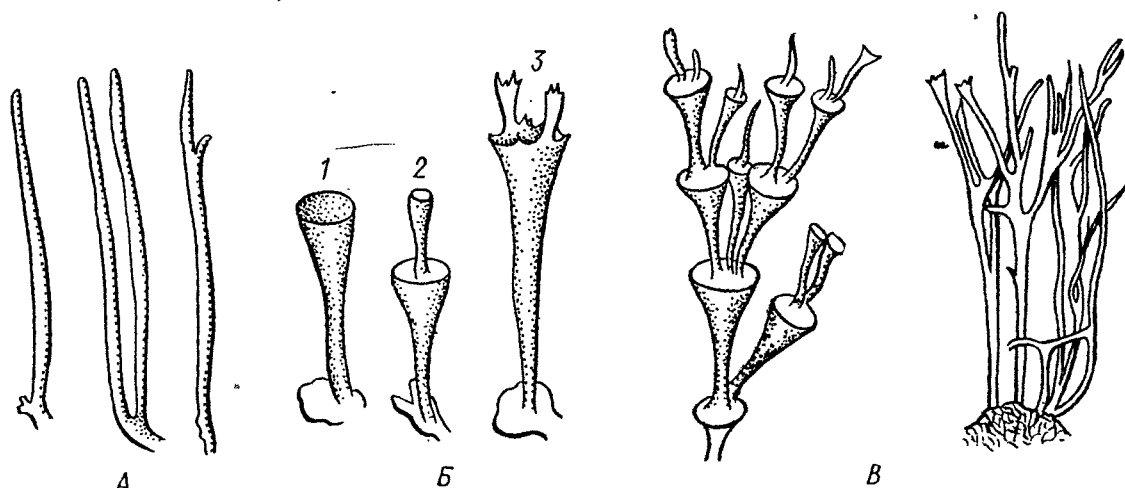


Рис. 355. Форма подеций кладоний. А — цилиндрическая (палочковидная); Б — сцифовидная; В — разветвленная

1 — без пролифераций, 2 — с пролиферацией из центра сцифы, 3 — с пролиферацией по краю сциф.

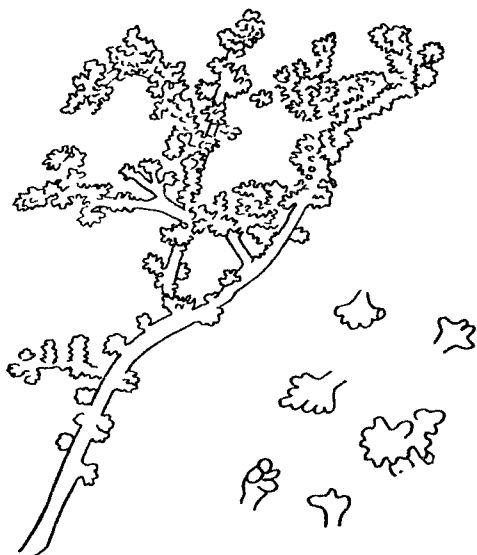


Рис. 356. Кустистое слоевище *Stereocaulon paschale* (справа филлокладии)

У видов рода кладония — *Cladonia* слоевище горизонтальное, у большинства чешуйчатое, листоватое, долго сохраняющееся, у немногих — бугорчато-накипное, быстро исчезающее. Подеции внутри полые, разнообразной формы, шиловидные, сцифовидные и др. (рис. 355). Апотеции биаторовые, легко отличимы по цвету от слоевища, располагаются по краям сцифа или на концах веточек подециев, у некоторых видов — на сохраняющихся чешуйках горизонтального слоевища. Сцифовидные подеции нередко пролиферируют, т. е. по краям сцифа (кубковидных выростов на концах подециев) или из их центра развиваются новые подеции, например у кладонии мутовчатой — *Cladonia verticillata*.

У видов рода кладина (*Cladina*) горизонтальное слоевище быстро исчезающее, в виде малозаметной бугорчатой корочки. Подеции без настоящего корового слоя, без филлокладиев, ветвящиеся, не образующие сцифа, до 20 см высотой. *Cladina rangiferina*, *C. stellaris* (см. рис. 338), *C. arbuscula* и другие объединяются в группу «оленьих мхов» или «ягелей».

Род стереокаулон — *Stereocaulon* объединяет виды с простыми или разветвленными псевдоподециями, внутри заполненными толстостенными гифами. На псевдоподециях обычно развиваются филлокладии и цефалодии, содержащие синезеленые водоросли. Апотеции лецидеевого типа. Наиболее распространен стереокаулон голый — *S. paschale*, произрастающий на песчаной каменистой почве на открытых местах, в сосновых борах, на лесных прогалинах, опушках леса и т. д. (рис. 356).

Род умбиликария — *Umbilicaria* характеризуется моно- или полифильным слоевищем, т. е. состоящим из одной или многих листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату центральным гомфом или добавочными ризоидами. Апотеции лецидеевого типа. Широко распространена умбиликария многолистная — *U. polyphylla* со слоевищем в виде округлых одно- или, реже, многолистовидных розеток, часто с зазубренными лопастями светло- или темно-коричневой окраски.

Род пертузария — *Pertusaria* объединяет 250 видов с накипными гетеромерными слоевищами и апотециями леканорового типа. Апотеции развиваются по одному или более в специальных плодовых бородавочках, реже непосредственно погружены в слоевище. Диск апотеция узкий, почти точковидный, иногда напоминающий отверстие перитеция. Виды *Pertusaria* произрастают на древесном субстрате, мхах, растительных остатках, реже на почве. Пертузария пальчатая — *P. dactylina* имеет тонкое белое слоевище с игольчатыми изидиями, развивается на почве и мхах.

Род леканора — *Lecanora* включает около 400 видов с накипными, редко мелкокустистыми слоевищами, с леканоровыми апотециями, сидящими на слоевище. На коре деревьев в зоне широколиственных лесов развивается леканора разнообразная — *L. allophana* в виде морщинисто-бородавчатых толстых слоевищ.

Род аспилия — *Aspicilia* отличается от предыдущего погруженными апотециями. Слоевище накипное, на периферии с небольшими лопастями, редко карликово-кустистое или листоватое. У *A. esculenta* слоевище в виде довольно крупных комочков, не прикрепленных к почве и легко переносимых ветром. Лишайник обычен на глинистой, иногда солонцеватой почве, на каменистом субстрате, в степях, пустынях, в горах аридной зоны.

Роды гипогимния — *Hypogymnia* (около 100 видов) и пармелия — *Parmelia* (более 600 видов) характеризуются листоватыми слоевищами и леканоровыми апотециями. Различаются они следующим: у *Parmelia* есть ризины и сердцевина образована рыхло расположенными гифами гриба, у *Hypogymnia* ризины отсутствуют, а сердцевина имеет полость. На стволах различных древесных пород встречаются пармелия оливковая — *P. olivaceae*, пармелия бороздчатая — *P. sulcata* и др. У *P. sulcata* соредии развиваются в бороздках, расположенных на верхней поверхности слоевищ. Пармелия скальная — *P. saxatilis* обычна на каменистом субстрате в виде правильных розеток. На стволах и ветвях березы, хвойных и других пород часто произрастает *H. physodes* (см. рис. 337). Вид чрезвычайно полиморфный¹ и распадается на ряд

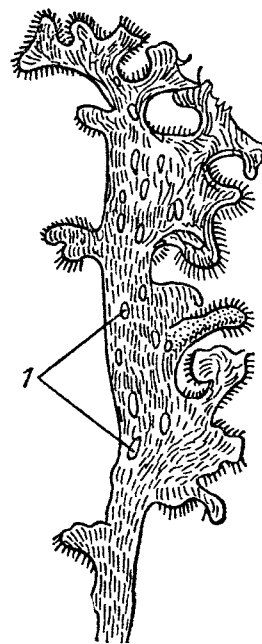


Рис. 357. Слоевище *Cetraria islandica*:

1 — псеудоцифеллы

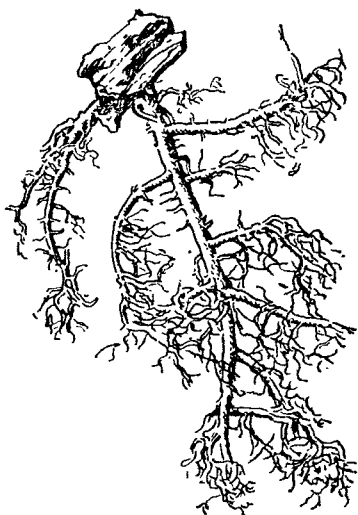


Рис. 358. Слоевище *Usnea* sp.

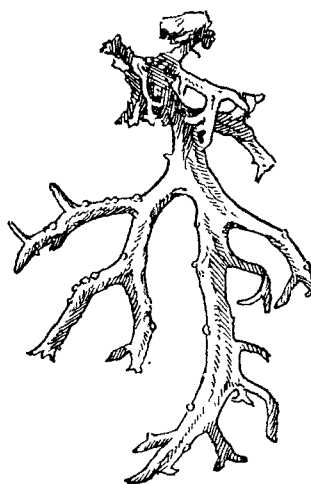


Рис. 359. Слоевище *Evernia prunastri*

¹ Полиморфизм — изменчивость организма в различных экологических условиях.

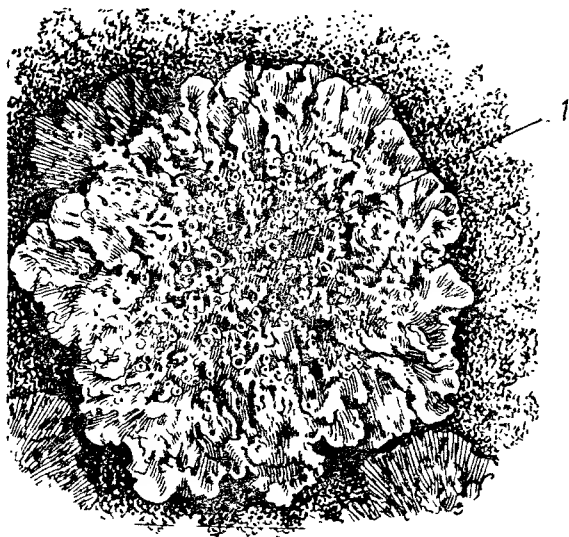


Рис. 360. Слоевище *Xanthoria parietina*:
1 — апотеции

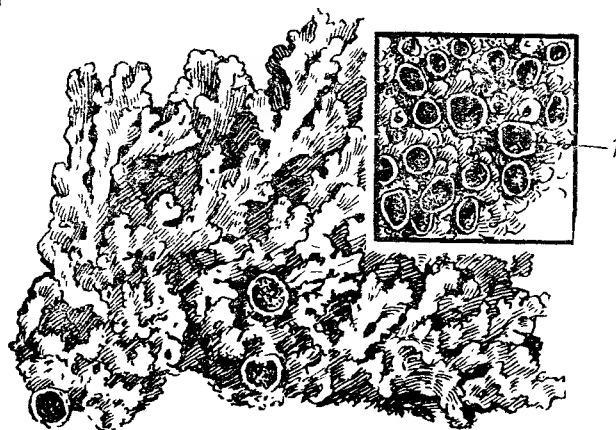


Рис. 361. Слоевище *Physcia pulverulenta*:
1 — апотеции

форм, слоевища которых морфологически различны: от розетковидных до неопределенной формы с беспорядочно расположенными и налегающими друг на друга лопастями с губовидными сораями.

У видов рода цетрария — *Cetraria* слоевище листоватое или кустистое с леканоровыми апотециями. Листоватые слоевища цетрарии сосновой — *C. prunastri* развиваются у основания деревьев в виде лимонно-желтых лопастей с ярко-желтой каймой соредий по краям лопастей. Цетрария исландская — *C. islandica*, так называемый «исландский мох», встречается везде, кроме южных степей и пустынь, в виде кустиков, ветви которых напоминают желобчатые лопасти (рис. 357). В северной зоне произрастает цетрария снежная — *C. nivalis* с кустистым слоевищем, состоящим из собранных вместе вертикальных лопастей соломенно-желтого цвета.

Виды родов уснея — *Usnea* (рис. 358) и алектория — *Alectoria* развивают свисающие, кустистые или прямостоячие слоевища радиального строения, прикрепленные к субстрату при помощи гомфа или ризоидов, с леканоровыми апотециями. Роды отличаются тем, что у *Usnea* в центре расположен осевой цилиндр, образованный плотно прижатыми друг к другу гифами, а у *Alectoria* гифы не образуют плотного тяжа. Уснея жесткая (*U. hirta*), уснея густобородая (*U. dasyruga*), алектория гривистая (*A. jubata*), алектория перепутанная (*A. implexa*) развивают небольшие свисающие кустики, а уснея длиннейшая — (*U. longissima*) — крупные слоевища с длинными прядями разветвленных веточек.

Род эверния — *Evernia* объединяет виды с кустистыми (прямостоячими или повисающими) лопастями дорзовентрального строения и дихотомически ветвящимися. Апотеции леканоровые. У *E. prunastri*, иначе «дубового мха», слоевище повисающее, сверху беловато-зеленое,

снизу беловатое с соральями по краю слоевища (рис. 359). *E. furfuracea* отличается от этого лишайника цветом слоевища (снизу розоватым или черно-лиловым) и наличием изидий.

Род калоплака — *Caloplaca* объединяет накипные лишайники с леканоровыми и лецидеевыми апотециями. Слоевище этих лишайников в виде однородных корочек с ясно развитыми лопастями, а у некоторых оно образовано листовидными розетками. В сумках развиваются биполярные споры. Обычна калоплака оранжевая — *C. aurantica*, обитающая на обработанной древесине, реже известняках в виде неровной или мелкобугорчатой корочки.

Род ксантория — *Xanthoria* включает лишайники с листоватыми, горизонтально распростертыми или отчасти приподнимающимися слоевищами желтого или красноватого цвета. Ксантория настенная — *X. parietina* — нитрофильный лишайник (рис. 360).

Род фисция — *Physcia* объединяет 170 видов с леканоровыми апотециями, развивающимися на розетковидных слоевищах. Диск апотециев коричневого или черного цвета с беловатым налетом. На осинах обычны фисция припудренная (*P. pulverulenta*), фисция аиполия (*P. aipohlia*, рис. 361) и др., а на камнях — фисция голубовато-серая (*P. caesia*).

У рода анаптихия — *Anaptychia* слоевище в виде листовидных пластинок или низких кустиков. Различие родов *Physcia* и *Anaptychia* — в строении верхнего корового слоя. У первого кора образована параплектенхимной тканью, гифы которой расположены перпендикулярно к поверхности, у второго гифы в коре располагаются параллельно продольной оси. На стволах осин обычна анаптихия реснитчатая (*A. ciliaris*) с длинными ресничками (фибриллами), располагающимися по краям завернутых вниз лопастей кустистого слоевища пепельного цвета (рис. 362).



Рис. 362. Слоевище *Anaptychia ciliaris*:

1 — апотеций

КЛАСС БАЗИДИАЛЬНЫЕ ЛИШАЙНИКИ — BASIDIOLICHENES

Класс включает около 20 видов лишайников, у которых микобионты — грибы из порядков Aphyllophorales и Agaricales, а фикобионты — синезеленные или зеленые водоросли. Часто симбиоз базидиальных грибов с водорослями носит факультативный характер. Этот симбиоз не привел к образованию особых типов слоевищ (жизненных форм), как это

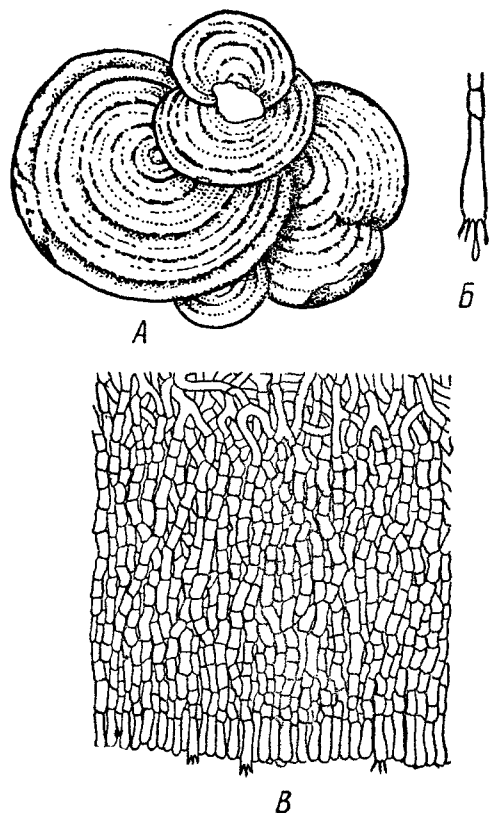


Рис. 363. *Cora pavonia*. А — слоевище; Б — базидия с базидиоспорами; В — продольный разрез гимениального слоя

Род лепрария — *Lepraria* характеризуется мучнисто-соредиозным слоевищем в виде различно окрашенных корочек. Лепрария эругиноза — *L. eruginosa* имеет порошисто-соредиозные голубовато-зеленые слоевища, развивающиеся на коре деревьев и на каменных субстратах. У лепрарии канделярии — *L. candelaria* золотисто-желтые мучнисто-соредиозные корочки. Эти два вида близки экологически.

произошло в случае сожителства сумчатых грибов и водорослей. Базидиальные лишайники морфологически соответствуют свободноживущим базидиомицетам. Плодовые тела их кратковременны, часто однолетние. Систематика их разработана недостаточно.

Род одонтия — *Odontia* образован грибами из семейства кортициевых — Corticiaceae и зеленой водорослью *Coccomyxa*. У одонтии двухцветной (*O. bicolor*) слоевище в виде тонкой беловатой или желтоватой корочки.

Род кора — *Cora* распространен в тропиках. Почковидные в виде серых розеток слоевища коры павонская (*C. pavonia*) с гимением на нижней поверхности растут на земле (рис. 363).

КЛАСС ДЕЙТЕРОЛИХЕНЕС — DEUTEROLICHENES (LICHENES IMPERFECTI)

Класс включает лишайники со стерильным слоевищем, размножающиеся соредиями. Описано свыше 100 форм на разных субстратах, часто занимающих большие площади.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ

- Абиотические факторы 234, 235, 256
 Автоспора 60, 112, 117, 119
 Автотрофное питание 240
 Автотрофы 16, 40
 Агар-агар 266
 Агароид 266
 Адаптация хроматическая 235
 Азигоспора 321, 329
 Азотобактер 478
 Акинеты 59, 68, 256
 Акронема 201
 Аксонема 56, 57
 Актинофаги 8
 Алевриоспоры 464, 465
 Альгальная зона 482
 Альгин 266
 Альгинаты 266
 Ангиогамия (см. гаметангиогамия)
 Андроспора 139
 Анизогамия 60, 115, 208
 Антеридий 61, 83
 — водорослей 131, 134, 137, 138, 151, 167, 202, 212, 213
 — грибов 289, 304, 305, 310, 311, 334
 Антибиотики 32
 Апвеллинг 239
 Апланоспора 59, 60, 63, 170, 178, 256
 Апотеций 338, 348, 349
 — биаторовый 487, 495, 497
 — гельвеллоидный 377
 — леканоровый 487, 495, 497, 498, 499, 500, 501
 — лецидеевый 487, 495, 497, 498, 501
 — моршеллоидный 377
 Аппендиксы (см. придатки)
 Артроспоры 342, 464, 465
 Архибионты 39
 Архикарп 485, 486
 Аск (см. сумка)
 Аскогенные гифы 485
 Аскогон 289, 334, 336, 485, 486
 Аскоспора 289, 334, 336
 Аскострома 338, 382
 Астаксантин 233
 Ауксиллярные клетки 84, 87, 91
 Ауксоспора 189, 190
 Ацервула см. ложе
 Аэрофитон 234, 254
 Аэрофиты 254
- Базидиолы 391, 395
 Базидиоспора 289, 388, 389, 448
 Базидия 289, 388, 390, 392, 393
 — акроспоровая 390
 — плевроспоровая 390
 Бактериофаги 8, 9, 11, 13, 14, 15
 — умеренные 14
 Бактериохлорофиллы 17
- Бентос 234, 249, 250, 251
 — морской 234, 251
 — пресноводный 234, 250
 Биогены 237, 240, 241
 Биогеоценоз 240
 Биологическая очистка воды 240
 Биотические факторы 234, 235, 241
 Биотоп 234, 241
 Биоценоз 234, 237
 Бластоспоры 465
 Бордоская жидкость 318
 Брожение спиртовое 343
 Бронхомироз 324
- Ведьмины круги 398
 Вибрионы 19, 20
 Виолаксантин 178
 Водоемы
 — дистрофные 238
 — зона инфралиторальная 252
 — — мезосапробная 240
 — — олигосапробная 240
 — — полисапробная 240
 — — эуфотическая 245
 — олиготрофные 237
 — самоочищение 240
 Водоемы
 — сапротрофные 238
 — эвтрофикация антропогенная 241
 Водоросли 45
 — амебоидные 45
 — коккоидные 43, 45, 47, 48, 60, 61, 62
 Водоросли монадные 43, 45, 47, 49, 60, 61
 — нитчатые 45, 47, 63, 64, 65, 68, 70
 — — гетеротрихальные 47, 82, 86, 128, 202, 204
 — пальмеллоидные 45, 48
 — пластинчатые 47, 82
 — сифоновые 47, 48, 52, 60, 63, 139
 — сифонокладальные 47, 148
 — стеногалинные 236
 — стенотермные 236
 — строение многоосевое 82, 90, 91
 — — одноосевое 82, 90
 — эвригалинные 236, 245
 — экологические группировки 234, 242
 Волчье вымя 247
 Вольва 415
 Волютин 64, 66, 67, 178, 187
- Газовые вакуоли 64, 247
 Газовые везикулы 65
 Галофитон 234
 Галофобы 259
 Гамета 45, 49, 58, 60, 61, 62, 63
 Гаметангий 60, 140, 141, 145, 146
 Гаметангиогамия 288, 289, 300, 322, 335
 Гаметогамия 288, 328, 329, 331

Гаметофит водорослей 63, 91, 202, 207, 213, 215
 — грибов 302, 303, 304
 Гаплобионт 290
 Гаплонт 61, 98
 Гаптонема 169, 172, 173
 Гартига сеть 400, 401
 Гастеротеций 487, 494, 495
 Гаустория 293, 315, 317, 319, 320
 Гематоксидин 233
 Гетеробазидия 390, 435
 Гетерогамия водорослей 60, 61, 101, 108, 112, 139, 140, 143
 — грибов 288, 297, 302
 Гетерокарпизм 272, 290, 467
 Гетероталлизм биполярный 290, 337
 — водорослей 61, 109
 — грибов 289, 316, 321, 324
 — тетраполярный 290
 Гетеротрофы 16, 40
 Гетероцисты 66, 67, 68, 72, 73, 74, 75, 77, 78
 Гимениальные водоросли (лишайников) 488
 Гимений 350, 391, 392, 395
 Гименофор 391, 406, 407, 409, 410, 411, 412, 413
 — ангиокарпный 421
 — гемиапокарпный 414
 — гимнокарпный 414
 — пластинки 414
 — — свободные 414
 — — прикрепленные 414
 — — нисходящие 414
 Гиперплазия 277
 Гипертрофия 277
 Гипобазидия 390, 435
 Гиповальва 226, 255
 Гипонейстон 248
 Гипотека 186, 187, 188
 Гипотеций 350, 486, 487
 Гифа 283
 Гифенные тела 329
 Гифы аскогенные 289, 334, 336
 Глеба 423
 — спороносный слой 425
 — — равномерный 425
 Глобулы пигментные 223
 Глотка криптофитовых 220
 — эвглени 230
 Гниль деструктивная 411, 412
 — коррозионная 411, 413
 Гомоталлизм водорослей 61, 109
 — грибов 289, 321
 Гомф 481, 497
 Гонидиальный слой 482
 Гонимобласты 84, 87, 91
 Гормогоний 67, 68, 70, 71, 72, 73, 75
 Грануломатоз 331
 Гранулы вирусные 10
 Граны 53

Грибы базидиальные 388
 — — плодовое тело 395
 — водные 293, 294
 — зигомицеты 320
 — — плодовое тело (зачаточное) 322, 324
 — кератинофильные 293, 352
 — копрофильные 293, 379
 — ксилофильные 294
 — микофильные 294
 — почвенные 293
 — специализированные формы 455
 — сумчатые 333
 — — плодовое тело 348
 — — — аскогимениальное 338, 486, 495
 — — — асколокулярное 338, 486
 — фитопатогенные 296
 — хищные 294
 — экологические группы 293

Дерматомикозы 323
 Диадино-ксантин 187
 Диаспора 490
 Дикарион 289, 336, 485
 Диморфизм 308
 Дипланетизм 308
 Диплобионт 290
 Диплококки 20
 Диплонт 63, 98
 Дискоболоцит 169
 Дрожжи 295
 — мукоровые 321, 323
 — эндомицетовые 340, 342, 343, 344, 345

Жгутики бактерий 17, 18, 20, 21
 — водорослей 42, 43, 45, 47, 49, 53, 55, 56, 57, 61, 98, 201
 — грибов 286, 287
 Желтухи 10

Заукливание овса 10
 Зигогамия 289, 320, 329, 331, 332
 Зигомицеты 320
 Зигота 60, 61, 63
 Зигофиты 322
 Зооксантелла 262
 Зоопланктон 242
 Зооспорангии 203, 204, 209, 215, 216, 287, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 308, 309, 310, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 320
 Зооспоры водорослей 42, 43, 45, 48, 49, 59, 60, 63
 — грибов 170, 175, 176, 177, 178, 180, 181, 182, 183, 184, 221, 224, 227, 228, 268, 269, 271, 272, 273, 278, 286, 297, 298, 299, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 309, 310, 314, 321
 Зоохлорелла 262

Изидия 483, 484, 497, 498
Изогамия водорослей 60, 61, 101, 108,
116, 126, 204
— грибов 288, 297, 302
Илотизм 477, 478

Кальциефилы 234
Канатик 425
Капиллиций 272, 274, 275, 276, 277, 424
Капсулы стрекательные 220
Карбофилы 403, 418
Кариогамия 60, 485
— множественная 322
Каротиноиды 17
Карпогон 83, 84, 85, 87
Карпоспора 84, 85, 91
Карпоспорангии 84, 89
Карпоспорофит 84, 87, 91, 96
Картофельный гриб 315
Кила капусты 277
Киль 186, 187, 194, 195
Клейстотетий 338, 348, 349
Клетка 17
— бактерий 49
— водорослей 326
— грибов 285
— насыщающая 326
— собирательные 301, 306
— трихофорная 372
Кокки 19, 20
Кокколиты 169, 173
Колонка мукоровых 322, 323
— слизевиков 277
Колпачок поровый (см. парентосома)
— ядерный 286
Комменсалисты 333
Конидиеносец 287, 334
Конидиогенез 464
Конидия 31, 287, 334
— бластическая 464
— талломная 464
Консорция 242
Консументы 242
Концептакул 92, 216
Конъюгация 61, 153, 170
— боковая 155, 157
— лестничная 157
Копрофилы 403, 413
Копуляция 60, 61, 63
Коремия 334, 463, 464
Корнеид 311, 314
Краснина картофеля 316
Криофитон 234, 258
Ксилофилы 402, 418

Ламеллы 53
Лизоцим 8, 11
Литораль 251, 252
Лишайники 477
— амфибиотические 490
— жизненные формы 480, 492, 501

Лишайники литотические 490
— стенотопные 490
— стенохорные 490
— эвритонные 490
— эврихорные 490
— экологические группы 488
— эпигейные 488, 489
— эпиксильные 489
— эпилитные 490
— эпифильные 489
Лишайниковый коэффициент 491
Лобула 483, 484
Ложе 334, 463, 464
Локула 338, 486
Лютеин 178

Мастигонемы водорослей 57, 98, 163
178, 201, 220, 221, 222
— грибов 286, 287
Мацедий 494
Мезогалобионты 259
Мезокариоты 221
Мезокарион 58
Мезосома 16, 17
Мейоз 60, 485
Мейоспорангий 302
Метула 355
Микобионт 477, 478, 479, 480
Микоз 324
Микориза 400
— эктотрофная 400
— эндотрофная 327, 400
— экто-эндотрофная 400
Микофилы 403, 418
Миксотрофное питание 240
Мильдью винограда 317
Мицелий 283
— гетерокариотический 388, 467
— дикариотический 289
— клеточный 283
— неклеточный 283
— септированный (см. клеточный)
— ценоцитический (см. неклеточный)
Млечный сок 328, 420
Мозаика свеклы 10
— табака 8, 9, 10, 12, 13, 14
— фасоли 10, 12
Моноспорангий 86
Моноспоры 82, 83, 84, 86
Муреин 18
Мутуализм 260

Наземные водоросли 234, 254
Нейстон 171, 234, 248
Некроз черный сосудистый 315
Неоксантин 178
Нуклеоид 16, 17
Нуклеокапсиды 11, 12

Окраска по Граму 21
Олигогалофиты 259

- Ообластемные нити 84, 91
 Оогамия водорослей 60, 61, 82, 83, 90, 91, 101, 108, 112, 119, 120, 137, 150, 166, 202, 216
 — грибов 288, 304, 305, 306, 308
 Оогоний водорослей 61, 131, 134, 137, 138, 150, 167, 213, 218, 219
 — грибов 304, 305, 310, 311
 Ооспора 305, 311
 Осенняя болезнь мух 329

 Палочки (бактерии) 19, 20
 Панцирь (диатомовых водорослей) 186
 Парабазальное тело 169, 230, 231
 Паразитизм 260, 261, 262
 Паразиты 292
 — биотрофные 293
 — некротрофные 293
 — облигатные 292, 313
 — однохозяйные 453
 — разнотрофные 452
 — факультативные 292
 — экологически облигатные 292
 Парамилон 231
 Парасексуальный процесс 272, 290, 467
 Парафизиды 486
 Парафизы 338, 348, 349, 377, 391, 395
 — аликальные 349
 Парентосома 284
 Парша порошистая 279, 280
 Парашютные приспособления водорослей 246, 247, 248
 Пелликула 174, 230
 Перидий 272, 338, 349, 422
 Перидиоли 425, 430
 Периплазма 313
 Перипласт 169, 170
 Перистомы 423
 Перитеций 338, 348, 349, 486
 Перифизы 348, 349, 448
 Перифитон 249
 Пикнида 33, 334, 448, 449, 463, 464
 Пикниды 484, 485
 Пикноконидия 484
 Пикноспора 448
 Пионнота 463
 Пиреноид 52, 54, 59, 82
 Плазмида 15
 Плазмогамия 60
 Плазмодий водорослей 175, 179, 180
 — слизевиков 268, 269, 272, 275, 276, 277, 278, 279
 Плазмодиокарп 272, 275
 Планктон 234, 242, 243, 245
 Пластинчатое тело 223
 Плектенхима 284, 479, 482
 Плесень серая или головчатая 323
 Подвески 322
 Подций 497, 498
 Покрывало 396
 — общее 414, 416
 Покрывало частное 415, 416
 Полеотолерантность 491
 Полигалообионты 259
 Полиморфизм 499
 — сезонный 248
 Пороспоры 465, 466
 Порус 464
 Почкование 321, 333, 342, 344
 Придатки 358
 — мукоровых 323, 324
 Пробазидий 436
 Прокарпий 4, 16
 Прокарпий 84, 93, 97
 Проллиферация 304, 307, 309, 310
 Прототаллом 488
 Профилида 353
 Прямки 389
 Псевдовакуоли (см. газовые вакуоли)
 Псевдомицелий 284, 342
 Псевдопарафизы 382
 Псевдоплазмодий 37, 268, 280, 281
 Псевдоподий 497, 498
 Псевдоподии 170, 174, 175, 179, 180, 220
 Псевдосклеротий 372
 Псевдоцилии 112
 Пузулы 222, 226

 Размножение бесполое водорослей 59, 60, 63
 — — грибов 287
 — вегетативное водорослей 59
 — — грибов 287
 — половое водорослей 59, 60, 61, 63, 68
 — — грибов 288
 Рак картофеля 299
 Ретиноид 222, 223
 Рецепткул 334
 Ризины 481, 482, 499
 Ризонды 323
 Ризомический 283, 284, 296, 300, 301, 306
 Ризоморфа 284
 Руссулин 405

 Сапролегниоз 311
 Сапропель 170
 Сапропланктон 242
 Сапротрофы 240, 250
 Септа 283
 — долипоровая 284
 — простая 284, 333
 Симбиогенез 264
 Симбиоз 260
 — внутриклеточный 262, 263
 — межклеточный 262
 — мутуалистический 260, 478
 Сингузия 241
 Синцианоз 263
 Сиренин 303
 Сифоногамия 308
 Скафидий 217, 218

Склероций 33, 272, 284
 Скручивание листьев картофеля 10, 11
 Слизевики собственно 175, 180, 268, 271, 273, 275, 277, 278
 — клеточные 280
 Слоевище 477
 — гетероморфное 481, 482, 496
 — гипофлеодное 489
 — гомеомерное 481, 496
 — корковое 480
 — кустистое 480, 481, 483
 — лепрозное 480, 483
 — листоватое 480, 481, 483
 — накипное 480, 482
 — филаментозное 480
 — эндолитное 490
 — эпифлеодное 489
 Смеша генераций гетероморфная водорослей 63, 98, 128, 203, 204, 207
 — — изоморфная водорослей 63, 98, 128, 203, 204, 207
 — — — грибов 302, 303
 Соматогамия 288, 289
 Сообщество 234
 Сорали 483, 484, 496
 Соредии 483, 484, 499
 Сорус 212, 215, 216, 298, 299
 Сперматозоид 61, 289, 305
 Спермаций водорослей 61, 83, 85
 — грибов 337, 448
 Спермогонии 448
 Споры 287
 — алантоидные 438
 — биполярные 488, 501
 — муральные 494
 Спорангиеносец 287, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327
 Спорангий водорослей многогнездный 202, 203, 204, 206
 — — одногнездный 202, 203, 204, 206
 — грибов 287, 320, 326, 327, 332, 333
 — — зачаточный 322
 Спорангиоли 321, 326, 329
 Спорангиоспора 287, 320, 321, 322, 332
 — Спорокарп слизевиков 272
 — грибов 327, 328
 Спородохия 334, 463
 Спорофит 63
 — водорослей 202, 213, 215
 — грибов 302, 303, 304
 Стенка клеточная водорослей 49, 51
 — — грибов 284, 285
 Стенофаги 236 *
 Стерильные пятна (бляшки) 9
 Стигма 54, 55, 169, 170, 178, 181, 221, 222, 230, 231
 Стилоспора 327, 484
 Столоны 323, 324
 Строма 338
 Субгимений (см. гипотечий)
 Субкулюм 363, 364

Сублитораль 251, 252
 Сукцессия 237, 491
 Сумка 289, 333, 334, 336
 — битуникатная 337, 338, 487, 494
 — иноперкулятная 351
 — оперкулятная 351
 — прототуникатная 337
 — унитуникатная 337, 487, 494, 495
 — эутуникатная 337
 Супралитораль 251, 252
 Суспензоры 322, 323, 324
 Сцифа 498

 Таллом 4
 Тека 222, 223
 Телейтоспора 439, 447, 448, 451
 Телиобазидия 390
 Телиоспоры 390, 439, 440
 Тело линзовидное 222, 223
 — парабазальное 230, 231
 Термофитон 234
 Тетраспорангий 82, 83, 91, 202, 211
 Тетраспорофит 83, 91, 92
 Тетраспоры 82, 83, 87, 91, 95, 202, 211
 Теций 487
 Тилакоиды 17, 52, 53, 55, 59, 64, 65, 66, 67, 68, 80, 82, 169, 170, 178, 221, 222
 Тороиды 19, 20
 Трама 414
 — билатеральная 414
 — гастеромицетов 424
 — инвертная 414
 — неправильная 414
 — правильная 414
 Трансдукция 23
 Трансформация 23
 Трихобласт 94
 Трихогина водорослей 83, 84, 85, 87
 — грибов 289, 334, 336, 485, 486
 Трихомы 19
 Трихоцисты 222
 Трофоциста 324, 325
 Трубочки 17
 Тургор 325

 Уредоспора 451

 Фиалида 353
 Фиалоспоры 465, 466
 Фибриллы 501
 Фикобилины 221
 Фикобилисомы 64, 65, 67, 80, 82
 Фикобионт 477, 478, 479, 480
 Фикоцианин 65, 221
 Фикоэритрин 65, 221, 235
 Филлокладии 497
 Фимбри 20, 22, 287
 Фитобентос 234, 249
 Фитопланктон 234, 242, 243, 244, 245, 246, 247

Фитопланктон морской 244

— неритовый 245

— океанический 245

— пелагический 245

— пресноводный 244

Фитофтороз 316,

Фитоэдафон 234, 255, 256

Фототрофы 255

Фрагментация 483

Фрагмобазидия 390

Фукоксантин 169, 187

Хламидоспора 287, 327, 328

Хламис 487

Холобазидия 390, 438

Хологамия водорослей 60

— грибов 170, 172, 173, 297

Холокарпические формы 297, 298

Хризаламинарин 169, 170, 174, 175, 178, 179, 187, 221

Хроматоплазма 64, 65

Хроматофор (хлоропласт) 17, 42, 51, 52, 53, 54, 55, 59, 63, 82

Хромосома бактериальная 16

Ценобий 45, 47, 115, 117, 121, 122, 123

Ценоз 234

Центроплазма 64, 67

Цеома 449, 450

Цефалодий 496

Цианеллы 263, 264

Цианом 236, 264

Цианофициновые гранулы (зерна) 67, 68

Цикломорфоз 226

Циста 256

Цистиды 391, 395, 406

Цистокарпий 84, 89, 93, 95

Чага 413

«Черная ножка» 298

Чернильная болезнь каштанов 316

Шов 186, 187, 193

Эвгалофиты 259

Эвритермность 236, 490

Эдафон 255

Эджектосомы 221

Экзоперидий 422

Экосистема 240

Эксудат 410

Экципул 350, 487, 497

— внешний 350

— медуллярный 350

Энгельмана теория 253

Эндопаразитосапрофитизм 478

Эндоперидий 422

Эндосимбиоз 261, 262

Эндифитизм 260

Эпибазидия 435

Эпибионты 260, 261

Эпивальва 225, 226

Эпизонты 260

Эпилиты 250

Эпинеистон 248

Эпипелиты 250

Эпиплазма 336

Эписомы (см. плазмиды)

Эпитека 186, 188

Эпитеций 487

Эпифитизм 260

Эпифиты 250, 253, 260

Эрготизм 371

Эталий 272, 273, 276

Эукариоты 4, 5

Эукарпические формы 297

Эцидий 448, 450, 451

Эцидиоспоры 449, 450

Яйцеклетка 61, 137, 190, 288, 305, 308, 310, 311, 313

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Absidia**
 — corymbifera 324
 — glauca 323, 324
 — septata 324
 — spinosa 324
Acetabularia 144, 145, 147, 148, 267
 — cremulata 146, 148
 — mediterranea 146, 148
Acetobacter 24
Achlya 309
Acholeplasma 35
Achromatium 27
Acrasiomycetes 268, 280, 281
Acremonium 353, 466
Actinobifida 32, 33
Actinomycetaceae 32
Actinomycetales 32
Actinomyces 28, 29, 30, 33
Actinomycetes 19, 28
Actinoplanaceae 33
Actinoplanales 33
Actinoplanes 30, 31, 33
Actinosporangium 33
Aegagropila 150
Aerobacter 26
Aeromonas 27
Agaricaceae 419
Agaricales 395, 396, 406, 413, 434, 435, 459, 501
Agaricus 415, 416
 — arvensis 399
 — bernardii 399
 — bisporus 404, 419
 — campester 397, 398, 399
 — silvaticus 399
Agarum 253
Aglaozonia 208, 209
Agrobacterium 25
Ahnfeltia 253
Alaria 47, 216, 253, 266
 — cloustoni 266
Albuginaceae 313
Albugo candida 319, 320
Alectoria 482, 489, 500
 — implexa 500
 — jubata 500
 — ochroleuca 492
Aleuria 378
 — aurantia 378
Aleuriosporae 468
Allomyces 303, 304
 — arbusculus 304
Alternaria 466
Amanita 414, 416, 434
 — phalloides 415, 418
 — virosa 418
 — muscaria 415, 418
 — pantherina 418
 — mappa 418
Amanita porphyria 418
 — spissa 418
 — rubescens 418
 — vittadini 418
Amanitaceae 418, 434, 435
Amanitopsis 416
Amorphosporangium 33
Ampullariella 34
Anabaena 72, 261, 264, 344, 480
 — azollae 261
 — cylindrica 73
 — oryzae 73
 — variabilis 73
Anaptychia 491, 501
 — ciliaris 501
Ankistrodesmus 118, 119, 244
Anthurus javanicus 422, 433
Aphanizomenon 73, 238, 244, 265
 — flos-aquae 238
Aphanochaete 131, 132
Aphanomyces 311
Aphylophorales 395, 405, 406, 407, 410, 438, 459, 501
Apiocystis 112
Aplanes 310
Arcticomyces 394
Armillariella mellea 399, 403, 418
Arthonia 495
 — radiata 495
Arthoniales 494, 495
Arthrospora 468
Ascobolaceae 378
Ascobolus 378
 — magnificus 379
 — stercorarius 379
Ascochyta 473
 — cucumeris 473
 — pisi 473
Ascolichenes 493
Ascomycetes 292, 333, 401, 474
Ascomycotina 291
Ascophyllum 201, 252
 — nodosum 252
Ascosphaerales 340
Asellaria 332
Aspergillus 353, 354, 470
 — flavus 353, 470
 — fumigatus 353
 — nidulans 335
 — niger 470
Aspicilia esculenta 488, 492, 499
Astasia 233
Asterionella 196, 198, 237, 244, 246, 248
Asteromonas 102, 103
Asterophora 403
Asterosporales 421
Atteya 190
Azotobacter 26
Auricularia 436

- Auricularia auricula 436
 — cornea 436
 — mesenterica 436
 — polytrichia 436
 Auriculariaceae 436
 Auriculariales 436
 Azotomonas 27
- Bacillariophyta** 42, 48, 49, 185
 Bacillaceae 22, 25
 Bacillus 21, 25
 Baeomyces 489
 Bangiophyceae 84
 Basidiobolus ranarum 330, 331
 Basidiolichenes 501
 Basidiomycetes 292, 388, 402, 435, 438, 458, 474
 Basidiomycotina 291
 Batrachospermum 83, 88, 89, 97, 250
 Battarea 423, 430
 — phalloides 428
 Beggiatoa 20, 21, 28
 Beggiatoales 19, 28, 40
 Bejerinckia 26
 Bialora 487, 490, 497
 — vernalis 497
 Biastocladales 297, 302, 303
 Blastocladia 313
 Blastocладиella emersonii 303
 Blastosporae 468
 Boletaceae 413, 417, 421
 Boletales 421
 Boletus edulis 397, 402, 417
 Borrelia 36
 Botrydiales 183
 Botrydiopsis 45, 181, 248
 Botrydium 47, 51, 182, 183, 256
 Botryotinia fuckeliana 373, 375
 Botrytis 468, 471
 — cinerea 375
 Bovista 422, 424, 426, 429
 Brucella 25
 Bryopsidales 48, 139, 153
 Bryopsis 47, 135, 139, 140, 141, 253
 — haliméniae 140, 141, 142
 — hyphoides 140, 141
 — plumosa 140, 141
 Bulbochaete 47, 135, 139
- Caliciales** 494
 Calicium 494
 Callithamnion 59, 82, 93, 94
 Calocera viscosa 438
 Caloplaca 501
 — aurantica 501
 Calostoma 421
 Calothrix 75, 255, 480
 Calvatia 422, 423, 424, 428, 429
 Calycella 376
 — citrina 375
 Candida 345
 Candida utilis 344
 Cantharellaceae 408
 Cantharellus 409
 — cibarius 409
 Carteria 43, 100, 263
 — iyengarii 101, 121
 Caryophanon 20, 28
 Catillaria bouteillei 489
 Caulerpa 47, 142, 143, 250
 — fastigiata 142
 — prolifera 142
 — taxifolia 142
 — verticillata 142
 Caulobacter 20
 Caryophanales 19, 27, 40
 Cellvibrio 27
 Centrophyceae 186, 191, 244
 Cephaluros 261, 262
 Ceramiales 93
 Ceramium 252
 Ceratiomyxa 270, 271
 Ceratium 224, 225, 226, 244, 247
 — hirundinella 248
 Ceratocystis 356
 — fimbriata 356
 — ulmi 356
 Cercospora 468
 — beticola 471
 Cetraria 489, 490, 500
 — cucullata 492
 — islandica 499, 500
 — nivalis 500
 — prunastri 500
 Chaetoceros 191, 192, 193, 237, 244, 246, 247
 Chaetocladium 325, 326
 Chaetomium 360
 Chaetonema 132
 — irregulare 121, 131, 132
 Chaetophora 129
 Chaetophoraceae 128
 Chaetophorales 128, 153
 Chaetopteris 207
 Chainia 33
 Chamaesiphon 70
 Chamaesiphonophyceae 69—70
 Chantransia 82, 89, 90
 Chara 164—166, 250, 267
 Characeae 164
 Characium 115
 — limneticum 114
 — sieboldii 114
 Charales 164
 Charophyceae 98, 153, 164—169
 Chlamydobacterales 19, 28, 40
 Chlamydomonadaceae 153
 Chlamydomonas 43, 45, 54, 56, 57, 59, 99, 101, 111, 244, 248, 258
 — braunii 101
 — coccifera 101
 — ehrenbergii 110

- Chlamydomonas flavo-virens* 258
 — *kleinii* 100
 — *monadina* 110
 — *nivalis* 258
 — *reinhardtii* 102, 110
 — *steinii* 101
Chlorella 45, 59, 117, 118, 122, 177, 240, 244, 254, 267, 494
 — *ellipsoidea* 255
 Chlorobiaceae 28
 Chlorococcales 48, 112, 153
 Chlorococcum 43, 113, 254, 255, 489
 Chlorochytrium 113, 115
 — *lemnae* 113, 115
 Chlorogloea 259
 — *sarcinoides* 259
 Chlorogonium 100, 111
 — *oogamum* 101, 121
 Chlorophyceae 98
 Chlorophyta 42, 43, 47, 48, 98
 Choiromyces 381
 — *meandriiformis* 382
 Chondromyces 36
 Chorda 253
 Chordaria 252
 — *fragelliformis* 252
 Chromataceae 28
 Chromophyta 49, 219
 Chromulina 43, 45, 170, 171, 237, 248
 Chroococcophyceae 68–69
 Chroococcus 263
 Chrootheca 255
 Chrysamoeba 174, 175
 Chrysocapsales 175
 Chrysocapsophyceae 175
 Chrysochromulina 169
 Chrysomonadales 48, 170
 Chrysomonadophyceae 170
 Chrysomyxa 454
 Chrysophyta 42, 43, 47, 48, 49, 169
 Chrysopodophyceae 174
 Chrysopyxis 174, 175
 Chrysosphaera 43, 45, 176, 177
 Chrysosphaerales 177
 Chrysosphaerophyceae 177
 Chytridiales 297
 Chytridiomycetes 291, 296, 474
 Chytridiomycota 291
 Chytridium 300
 Cladina 489, 497, 498
 — *arbuscula* 491, 498
 — *rangiferina* 491, 498
 — *stellaris* 481, 491, 498
 Cladonia 489, 497, 498
 — *alpestris* 481, 491
 — *deformis* 492
 — *mitis* 491
 — *rangiferina* 491
 — *sylvatica* 491
 — *verticillata* 498
 Cladophora 51, 149, 239, 249, 250, 253, 257, 480
 — *fracta* 239
 — *glomerata* 150
 — *minima* 150
 — *sauteri* 150
 Cladosporium 466
 Cladostephus 207
 Clathrus 425, 433
 — *ruber* 422, 433
 Clavariaceae 395, 397, 407
 Claviceps 368, 369
 — *purpurea* 369, 370
 Clavicipitales 351, 363, 368
 Clitocybe 418
 Closterium 51, 159, 160, 244
 — *lineatum* 161
 Clostridium 20, 25, 26
 Coccales 27
 Coccolithus *buxleyi* 173
 Coccolitophoridophyceae 173
 Cocomyces 480
 Cocomyxa 480, 502
 Cocconeis 196, 197
 Codium 61, 143, 253
 — *tomentosum* 143, 144
 Coelomomyces 302, 303
 Coelomycetes 468
 Coleochaetaceae 133
 Coleochaete 133, 134, 261
 — *nitellarum* 261
 Coleosporium 454
 Collema 481, 486, 496
 Colletotrichum 472
 Collybia 418
 — *cirrhatta* 403
 Compsopogon 86
 Conchocelis *rosea* 86
 Coniocarpiidae 494
 Coniocybe 494
 Coniophora 410
 Coniophora *puteana* 410
 Coniophoraceae 395, 410
 Coniothyrium 472
 Conjugatophyceae 98, 153
 Coprinaceae 403, 419
 Coprinus 397, 405, 419
 — *comatus* 419
 — *domesticus* 419
 Cora 502
 — *pavonia* 502
 Corallina 91, 92, 253
 — *officinalis* 253
 Cordyceps 349, 368, 372
 — *militaris* 372
 Corethron 246, 247
 Corticiaceae 395, 409, 410, 459, 502
 Cortinarius 415, 417, 420
 — *traganus* 420
 Cortinariaceae 420
 Corynebacteriaceae 34

Coscinodiscus 191, 192
 Cosmarium 160, 244, 255, 257
 Costaria 253
 Coxiella 27
 Craterellus 409
 — cornucopioides 409
 Crenothrix 28
 Cristispira 35, 36
 Cronartium 454
 Cryptococcus 437
 Cryptomonas 221, 237
 Cryptonemiales 91
 Cryptophyceae 220
 Cryptophyta 220
 Cucurbitaria 385
 — caraganae 385
 Cudonia 376
 — circinans 375
 Cutleria 207, 208, 209
 — multifida 207
 Cutleriales 207
 Cyanophora 263
 — paradoxa 263
 Cyanophyta 42
 Cyathus 422, 425, 427, 430
 Cyclobacter 29
 Cyclobacteriales 28
 Cyclocarpiidae 495
 Cyclosporeae 203, 216
 Cyclotella 45, 191, 192
 Cylandrocystis 154, 255
 Cymbella 195, 196
 Cystodinium 45
 Cystoseira 217, 219
 Cytophaga 38
 Cytospora 466

 Dacrymycetales 438
 Dacrymyces deliquescens 438
 Dactylosporangium 34
 Daedalea 412
 — quercina 395, 412
 Darluca filum 472
 Dasycladus 144, 145
 — clavaeformis 144
 Delesseria 94, 253
 Dendrodochium toxicum 469
 Derbesia 63, 135, 141, 142
 — neglecta 141, 142
 Dermatocarpon 490, 494
 — miniatum 490, 494
 Dermatophillaceae 34
 Dermatophilus 30, 34
 Dermocarpa 70
 Desmidiales 154, 158—163
 Desmidium 161, 244
 — cylindricum 162
 — swartzii 162, 163
 Desulfovibrio 27
 Deuterolichenes 502
 Deuteromycetes 292, 474

Deuteromycotina 291
 Deuterophoma tracheiphila 473
 Diaporthales 349, 351, 362
 Diatoma 237, 255
 Diatomeae 185
 Dichothrix 480
 Dictiobacter 28
 Dictyocha fibula 172, 173, 174
 Dictyophora 422, 432
 — duplicexta 432
 Dictyosphaerium 119, 121
 — indicum 121
 Dictyostelium discoideum 280, 281
 Dictyota 211
 Dictyotales 202, 211
 Dictyuchus 309, 310
 Didymosphaenia geminata 199
 Dilophus 212
 Dinamoebidiales 48, 227
 Dinamoebidium 45
 — varians 227
 Dinobryon 54, 172, 173, 244
 Dinoclonium 47
 Dinococcales 48, 228
 Dinococcus 228
 Dinophyceae 221
 Dinophysis 244
 Dinophyta 48, 220
 Dinothrix paradoxa 47, 228
 Dinotrichales 48, 228
 Diplococcus 480
 Dipodascaceae 340
 Dipodascus 340
 — aggregatus 341
 — albidus 340, 341
 Disciseda 422, 426
 Dothideales 383
 Draparnaldia 129, 130, 250
 Draparnaldiella 130, 250
 Draparnaldiopsis 130
 Dudresnaya 91
 Dumontia 91
 Dunaliella 102, 103, 111, 259
 — salina 110, 259

 Ectocarpales 203
 Ectocarpus 201, 203, 204, 205
 Ectrogella 307
 Elaphomyces 352, 401
 Elsinoe 383
 — veneta 383
 Elytrosporangium 33
 Emericella 354
 — nidulans 335, 354
 Emericellopsis terricola 353
 Emmonsiiella capsulata 352
 Endocarpon 488, 494
 Endocochlus 332
 — asteroides 331
 Endoderma 261
 Endogonales 321, 327

- Endogone 328, 401
 — lactiflua 327
 Endomyces 342
 — magnusii 338, 342
 Endomycetaceae 342
 Endomycetales 339, 340
 Endomycopsis 342
 — vernalis 342
 Endothia parasitica 362, 363
 Enteromorpha 126, 127, 249, 252, 253
 Entomophthora fresenii 329
 — muscae 329, 330
 Entomophthorales 321, 329
 Entyloma 445
 Eocronartium 436
 — muscicola 436
 Epichloë typhina 368, 369
 Eremascus 342
 — fertilis 335, 342
 Eremosphaera 118, 119
 — viridis 119
 Eremothecium ashbyi 340, 345
 Erwinia 24, 25
 Erysiphales 349, 351, 357, 358
 Erysiphe 358
 — graminis 358, 359
 Erythrotrichia 47
 Escherichia 26
 Euascomycetidae 336, 339, 348
 Euastrum 45, 160, 161, 244
 Eubacteria 19
 Eubacteriales 25
 Eucaryota 42
 Eudorina 45, 103, 244
 — elegans 104, 107, 108
 — indica 107
 Euglena 54, 244, 248
 — gracilis 233, 263
 — sanguinea 233
 — viridis 232
 Euglenales 232
 Euglenophyceae 232
 Euglenophyta 42, 63, 229
 Eumycota 291
 Eurotiales 349, 350, 352
 Eurotium 354
 — repens 354
 Eurytemora hirundoides 311
 Evernia 481, 489, 492, 500
 — furfuraceae 492, 500
 — prunastri 499, 500
 Exidia 437
 — grandulosa 438
 Exidiopsis 437
 — calcea 437
 Exobasidiaceae 394
 Exobasidiales 392, 393
 Exobasidium japonicum 394
 — myrtilli 394
 — vexans 394
 — vaccinii 393
 Ferribacterales 27
 Flagellatae 473
 Flammulina velutipes 404, 418
 Flexibacter 38
 Florideophyceae 84, 87
 Fomes 412
 — fomentarius 412
 Fomitopsis 412
 — annosa 399, 412
 — pinicola 412
 Fragilaria 196, 198, 199, 237, 244
 Frittschiella 131
 — tuberosa 131
 Frustulina 198
 Fucales 202, 216
 Fucus 61, 201, 217, 218, 252
 — vesiculosus 252
 — distichus 252
 — serratus 252
 Fuligo septica 276
 Fusarium 364, 468, 471
 — graminearum 366
 — moniliforme 366
 — nivale 367
 — oxysporum 468, 471
 — sporotrichiella 469
 Gallionella 27
 Ganoderma 412
 — applanatum 413
 — lucidum 413
 Gasteromycetidae 393, 421, 435
 Geastrum 422, 423, 424, 425, 428, 429
 Geochrysis 255
 Geoglossum 350
 Geosiphon 263, 264
 — pyriforme 493
 Geosiphonales 493
 Gibberella 365
 — fujikuroi 366
 — zeae 366, 367
 Glaucocystis 263
 — nostochinearum 263
 Glenodinium 223, 227
 — pascheri 258
 Gloeocapsa 69, 255, 480
 Gloeochloris planctonica 180, 181
 Gloeocystis 480
 Gloeodinales 227
 Gloeodinium 45
 Gloeosporium 466, 472
 Gloeotrichia 75, 77, 244, 250
 — pisum 77, 79, 250
 Glomerella cingulata 362
 Golenkinia 56, 119
 — longispina 119
 — solitaria 119
 Gomphidiaceae 417
 Gomphidius glutinosus 418
 Gomphonema parvulum 189, 195, 197
 Gonapodya 313

Goniaulax 244
 — *catenella* 229
 — *polygamma* 229
Gonium 103, 244
 — *pectorale* 103, 108, 109
Graphidales 495
Graphis 489, 495
 — *scripta* 481, 489, 495
Graphium 466
 — *ulmi* 357
Gymnocarpeae 494
Gymnodinium 43, 45, 223, 224, 229
Gymnosporangium 454
Gyromitra 380
 — *esculenta* 380
Gyrosigma 194, 195

Halicystis 63
Haematococcus 100
Halonectria 364
Haptophyceae 173
Harveyella 262
 — *mirabilis* 262
Helicobasidium 436
 — *purpureum* 436
Helicogloea 436
Helminthogloea 45, 180, 181
Helminthosporium 466
Helotiales 351, 373, 376
Hemiascomycetidae 336, 339
Heterobasidiomycetidae 392, 435, 438
Heterochloridales 178, 179
Heterochloris 43, 45, 179
Heterococcus 480
Heterocontae 42, 43, 177
Heterogeneratae 203, 213
Heterogloaeales 180, 181
Heteropedia 183
Holobasidiomycetidae 392
Hormogoniophyceae 70, 71
Hyalicella 111
Hyalogonium 111
Hyaloraphidium 124
Hyalotheca 161–163, 244
Hydnaceae 395, 396, 397, 409
Hydnum repandum 409
Hydrodictyon 115
 — *africanum* 114, 115
 — *reticulatum* 114, 115, 116, 251
Hydrurus 45
 — *foetidus* 175, 176
Hyella 480
Hymenogaster 426
Hymenomycetiidae 392, 395, 402, 405
Hyphochytridiomycetes 291, 306, 474
Hypholoma 419
 — *fasciculare* 419
 — *sublateritium* 419
Hyphomicrobiales 27
Hyphomicrobium 27
Hyphomycetales 467, 469

Hypocrea 364, 367
 — *rufa* 367
Hypocreales 349, 351, 363
Hypogymnia 489, 499
 — *physodes* 481, 482, 489, 499
Hypomycetaceae 364
Hypoxylon 361, 362

Inocybe 420
Inonotus obliquus 413
Intrasporangium 33
Isocontae 98, 99
Isogeneratae 203

Kephyriopsis 172, 173
Kirchneriella 118, 119, 244
Kitasatoa 34
Klebsiella 26
Kordyana 394
Kuehneromyces mutabilis 404, 420

Laboulbeniales 351, 372, 373
Lachnellula willkommii 373
Lactarius 397, 420
 — *deliciosus* 402, 421
 — *torminosus* 421
 — *resimus* 421
Laetiporus 413
 — *sulphureus* 413
Laminaria 47, 213, 215, 216, 253, 256
 — *digitata* 266
Laminariales 213
Langermannia gigantea 422
Lecanora 487, 490, 491, 499
 — *allophana* 499
Leccinum aurantiacum 402, 417
 — *scabrum* 402, 417
Lecidea 487, 490, 497
 — *glomerulosa* 497
Lemanea 87, 88, 97
Lentinus 414
 — *edodes* 404
Lepiota 399, 414, 419
Lepraria 502
 — *aeruginosa* 502
 — *candelaria* 502
Leptogium 482, 495
Leptolegnia 311
 — *baltica* 311
Leptomitales 306, 312
Leptomitus lacteus 312, 313
Leptorhaphis 494
Leptospira 36
Leptothrix 28
Lessonia 253
Letharia vulpina 492
Leveillula 357
Lichenes imperfecta 502
Lichenophyta 477
Liciales 273
Lipomyces 343

- Lithothamnion 92, 253
 Lobaria 496
 — pulmonaria 496, 497
 Lobococcus 480
 Loculoascomycetidae 336, 339, 382
 Lophodermium 377
 — pinastri 376, 377
 Lycogala epidendrum 273
 Lycoperdon 421, 422, 424, 425, 428
 — perlatum 423, 429
 — pyriforme 427
 Lycoperdales 427, 428
 Lyngbya 71, 72, 250
 Lysurus granderi 422, 434

Macrocystis 215, 216, 236
Macrolepiota 415
 — rhacodes 400, 419
Mallomonas 171, 172, 244
Marasmius 418
 — oreades 399, 418
 — scorodoni 418
Mastigocladus 47, 78
 — laminosus 78, 79, 257
Mastigomycotina 291
Melampsora 454
 — salicis 456
Melanconiales 468, 472
Melanogaster 428
 — broomeianus 426
Melosira 188, 189, 190, 191, 192, 197, 236, 237, 244, 255
 — baicalensis 244
 — islandica 236
 — granulata 237
Merismopodia 69, 70
Mesotaeniales 154, 155
Mesotaenium 154, 255, 256
Micractinium 119
 — pusillum 119, 120
Micrasterias 160, 161, 244
Microascales 350, 355
Microbispora 30, 33
Micrococcus
Microcoleus 256
Microcystis 68, 69, 244, 265
 — aeruginosa 238
 — toxica 68
Micromonospora 30, 31, 33
Micromonosporaceae 33
Micronectriella nivalis 367
Micropolyspora 30, 31, 33
Microsphaera 358, 359
 — alphitoides 359
Mischococcus confervicola 181
Mollicutes 19, 34
Monilia 374
Monilinia fructigena 373, 374
Monoblepharella taylori 305
Monoblepharidales 297, 303, 305
Monoblepharis macrandra 304, 305

Monoblepharis polymorpha 305
Monostroma 252
Montagnea 433
 — arenaria 423, 433, 434
Morchella 380
 — conica 380
 — esculenta 380
Mortierella 322, 326, 327
Mougeotia 51, 155, 156
Mucor 322, 323
 — circinelloides 323
 — genevensis 323
 — hiemalis 323
 — javanicus 323
 — paronychia 323
 — pusillus 323
 — racemosus 321, 323
Mucoraceae 322
Mucorales 321
Mutinus caninus 432, 433
Mycenastrum corium 427
Mycobacteriaceae 34
Mycobacteriales 34
Mycococcaceae 34
Mycoplasma 35
Mycoplasmatales 35
Mycosphaerella 384
 — fragariae 384
 — linorum 384
 — tulipiferae 384
Mycota 282
Myriangiales 383
Myxobacteria 19
Myxochloris sphagnicola 179, 180
Myxochrysis 174, 175
Myxogasteromycetes 268, 271
Myxomycota 268

Navicula 45, 193, 195
Nectria 364, 365
 — cinnabarina 364, 365, 366
 — galligena 365, 366
Neisseria 27
Nemalion 83, 90, 91
Nemalionales 87
Nematochrysis 43, 47
Nematodinium 223
Nephroma 489, 496
 — arcticum 496
Nereocystis 215, 216
Netrium 45, 154
Neurospora 361
 — crassa 360, 361
 — sitophila 361
Nevskia 27
Nidularia 425, 430
Nidulariales 425, 427, 430
Nitella 164, 250, 267
Nitrobacter 26
Nitrocystis 26
Nitrosomonas 26

- Nitzschia 190, 194, 195, 198
 Nocardia 33
 Noctiluca miliaris 224
 Nostoc 73, 255, 256, 264, 480, 493, 494
 — flagelliforme 77
 — kihlmani 72
 — prunifirme 73, 74
 — punctiforme 74, 261
 Nostocales 72—78, 80

 Ochroleuchia tartarea 489, 492
 Ochromonas 43, 170, 171
 Odontia 502
 — bicolor 502
 Oedogoniales 135, 153
 Oedogonium 59, 135, 136, 137, 250, 257
 — capillare 239
 Olpidium brassicae 11, 298, 299, 314
 — viciae 298
 Oocystis 244, 263
 Oomycetes 291, 306, 474
 Oomycota 291
 Ophiobolus 385
 Ophiocytium 45
 Ornithocercus 246, 247
 Oscillatoria 47, 71, 244, 250
 Oscillatoriales 71—72, 80
 Oscillospira 28
 Oscillospiriaceae 27

 Padina 213
 — pavonia 212
 Palmella 480
 Pandorina 103, 244
 — morum 104
 Parmelia 489, 490, 492, 499
 — olivacea 499
 — saxatilis 499
 — sulcata 499
 — vagans 488
 Pascherinema—Endonema 70
 Paxillaceae 417
 Paxillus involutus 417
 — atrotomentosus 417
 — panuoides 399
 Pediastrum 45, 117, 244, 246, 248
 Pedomicrobium 27
 Peltigera 489, 496
 — aphthosa 496
 — canina 490, 496
 Pelvetia 252
 — canaliculata 252
 Penicillium 353, 355, 469
 — chrysogenum 6, 353, 470
 — digitatum 470
 — italicum 470
 — vermiculatum 355
 Pennatophyceae 186, 193, 244
 Peridinales 48, 223
 Peridinium 224, 225, 244
 Peronospora arborescens 318
 — destructor 318
 — schachtii 318
 — tabacina 318
 Peronosporaceae 313
 Peronosporales 306, 313
 Pertusaria 498
 — dactylina 498
 Peziza 377
 — badia 377, 378
 — pustulata 377
 — violacea 378
 — violaceo-nigra 377
 Pezizales 351, 377
 Phacidiales 351, 375, 376
 Phacus 45, 232, 233, 244
 Phaeophyta 42, 47, 49, 200, 203
 Phaeothamniales 177
 Phaeothamnion 43, 47, 176, 177
 Phallales 423, 427, 428, 430, 431
 Phallus 421, 422
 — impudicus 428, 431
 Phellinus 413
 — ignarius 413
 Phellorinia strobilina 422, 428, 430
 Phialosporae 468
 Phlebia 410
 — gigantea 410
 Phleogenia faginea 437
 Phleogenaceae 437
 Pholiota 403, 419
 Phoma 473
 — herbarum 473
 Phormidium 254, 256
 — laminosum 257
 Phragmidium 454
 Phycodris 253
 Phycolichenes 493
 Phycomyces 322, 324
 — blakesleeianus 324
 Phyllactinia 357, 358, 359
 Phyllobium 261
 Phyllophora 253
 Physarales 275
 Physarum 275
 — cinereum 275
 — polycephalum 275
 Physcia 489, 490, 491, 501
 — aipolia 501
 — caesia 501
 — pulverulenta 501
 Physoderma 301
 — zae maydis 302
 Phytophthora 315
 — cambivora 316
 — erythroseptica 316
 — infestans 315, 316
 — parasitica 314
 Pilimelia 34
 Pilobolus 322, 324, 325
 Pinnularia 193, 194, 255
 Piptocephalis 322

Pisolithus tinctorius 429
Placopsis 490
Planktoniella sol 198, 199, 244, 246, 247
Planobispora 34
Planomonospora 34
Planosporaceae 34
Plasmodiophora brassicae 277, 278, 279
Plasmodiophoromycetes 268, 277
Plasmopara 317, 318
— *helianthi* 318
— *viticola* 317, 318
Platyglöea 436
Pleospora 385
Pleosporales 385
Pleodorina 108
— *californica* 107
— *sphaerica* 107
Pleurococcaceae 134
Pleurococcus 134, 135, 177, 240
— *vulgaris* 254
Pleurosigma 194, 195
Pleurotus ostreatus 404, 405, 413, 418
— *eryngii* 399
Pluteus 414
— *cervinus* 418
Podaxales 428, 433, 435
Podaxis 433
Podospira 338, 360
Podostroma 364
Polymyxa graminis 10
Polypilus frondosus 397
Polyporaceae 411
Polysiphonia 94, 95, 96, 253
Polytoma 111, 240
Poriaceae 395, 396, 411
Porphyra 47, 85, 252, 266
Porphyridium 255
Porosporae 468
Prasiola 256
Proactinomyces 29, 33
Proactinoplanes 34
Procaryota 42, 63
Promicromonospora 33
Propionibacteriaceae 34
Prorocentrum micans 229
Proteus 26
Protomycetales 340
Protosiphon 123
Protosteliomycetes 268
Pretotheca 124, 240
Prymnesium 169, 172, 173, 265
Pseudomonadaceae 27
Pseudomonadales 26
Pseudomonas 24, 27
Pseudopeziza ribis 373
Puccinia 453
— *graminis* 6, 447, 455
— *pruni-spinosa* 456
— *recondita* 456
Pyrenocarpeae 493
Pyrenula 494

Pyronema omphalodes 334, 336
Pyrrophyta 42, 43, 47, 49, 220, 244
Pythiaceae 313
Pythiella vernalis 307
Pythium debaryanum 314
— *irregulare* 315

Ramalina 492
Ramaria 408
— *flava* 408
Ramularia tulasnei 384
Raphidonema 258
Raphinales 193
Rhabdonema 190
Rhickettsia 27
Rhickettsiales 27
Rhipidium 313
Rhizobium 26
Rhizocarpon 490, 497
— *geographicum* 490, 497
Rhizochloridales 179
Rhizochloris 45, 179, 180
Rhizochrysidales 175
Rhizochrysis 45
Rhizoclonium 148, 150, 250, 257
— *hieroglyphicum* 257
Rhizoctonia crocorum 436
Rhizophydium pollinis 300
Rhizopogon parasiticus 428
Rhizopus 323
— *nodosus* 323
— *oryzae* 323
— *stolonifer* 323
Rhizosolenia 190, 244, 264
Rhodochytrium 115, 261
Rhodomela 262
Rhodophyta 42, 81
Rhodospirillaceae 28
Rhodospirillales 28
Rhodosporidium 343
Rhodymenia 252
— *palmata* 252
Rhytisma acerinum 376
Richteriella 247
Rivularia 77, 250
Rochella fucoides 492, 495
Russula 405, 414, 421
Russulaceae 420, 421, 435
Russulales 421

Saccharomyces 344
— *cerevisiae* 340, 342, 343, 344
Saccharomycetaceae 342
Saccharomycodes 340
— *ludwigii* 343
Salmonella 25
Saprolegnia 309, 310, 312
Saprolegniaceae 308
Saprolegniales 306, 307, 308
Saprolegniomycota 291
Saprospira 36

- Sarcina* 27
Sargassum 217, 253, 254
Schyzophyllum 412
— *commune* 412
Schizophyta 16, 63
Schizosaccharomyces 343
— *octosporus* 342
Schizothrix 254, 256
Scenedesmus 122, 123, 244, 248, 267
— *obliquus* 123
— *quadricauda* 122, 124
Scleroderma 425, 428, 429
— *aurantium* 424, 429
Sclerodermatales 429
Sclerotinia 374
— *sclerotiorum* 373, 374, 375
Scytonema 254
Septobasidiaceae 436
Septobasidium 436
— *carestrianum* 436
Septoria 468, 472
— *graminis* 473
— *linorum* 384
Serpula 410
— *lacrymans* 410
Serratia 26
Siderocapsa 27
Sideromonas 27
Silicoflagellatophyceae 173
Simonsiella 28
Siphonocladales 148, 153
Sirobasidiaceae 437
Sirobasidium 437
Sommerstorffia 311
Sordaria 360, 361
— *fimicola* 360
Sorosporium reilianum 447
Sparassis 408
— *crispa* 397, 408
Spartella 332
Spathularia 376
— *flavida* 375
Spermophthora gossypii 340
Sphacelaria 47, 204, 206
Sphacelariales 204
Sphacelia 370, 371
Sphacelotheca 444
— *panici-miliacei* 440, 447
Sphaerophorus 490, 494
Sphaeriales 351, 359, 362
Sphaerobolus 421, 427, 430, 431
— *stellatus* 430
Sphaeroplea 148, 150
— *annulina* 150
Sphaeropsidales 468, 472
Sphaerotheca 358, 359
— *mors uvae* 359
Spirillaceae 27
Spirochaeta 36
Spirochaetaceae 36
Spirochaetae 19, 35
Spirochaetales 36
Spirogyra 51, 61, 156, 157, 250, 257
Spirotaenia 154, 155
Spirulina 71
— *maxima* 72
— *platensis* 266
Spongospora solani 279, 280
Sporichya 34
Sporocytophaga 38
Stachybotrys alternans 469
Staurostrum 160, 244
Stemonitales 277
Stemonitis 277
Stephanodiscus 247
Stereocaulon 489, 497, 498
— *paschale* 498
Stichococcus 254, 494
— *bacillaris* 255
Stigeoclonium 47, 128, 129, 250, 256
Stigonema 78, 255, 480
Stigonematales 71, 78—81
Stilbella 466
Stilbellaceae 463
Streptococcus 27
Streptosporangiaceae 33
Streptosporangium 31, 32, 33
Stropharia rugoso-annulata 404, 420
Strophariaceae 419
Stylodinium 228
Stylopaga grandis 331, 332
— *hadra* 332
Suillus 397, 417
— *grevillei* 402
Surirella 194, 195
Symbiodinium 228
Synchytrium endobioticum 298, 299
Synedra 196, 198
Synura 45, 172, 244

Tabellaria 196, 198, 237, 244
Talaromyces 355
— *flavus* 355
Thalassiosira 244
— *decipiens* 199
Taphrina 345, 347
— *cerasi* 347
— *deformans* 346
— *pruni* 346, 347
Taphrinales 338, 340, 345
Teliobasidiomycetidae 392, 438
Teratobacter 28
Termoactinomyces 32
Tetradinium 43, 45, 228
Tetraspora 45, 112, 250
Tetrasporaceae 111, 153
Tetrasporales 48, 111
Tetrasporopsis 175
Thamnidium 325, 326
Thelebolus nanus 379
Thelephora 410
— *terrestris* 410

- Thelephoraceae 395, 410
 Thermomycoplasma 35
 Thiobacteriales 27
 Thiophysa 27
 Thiothrix 28
 Thraustochytrium 307
 — proliferum 308
 Tilletia 445
 — caries 447
 — controversa 442, 446, 447
 — foetida
 Tolypothrix 250, 255
 Trachelomonas 232, 233, 244, 248
 Trebouxia 480, 494, 497
 Trechispora 409
 — candidissima 409
 Tremella 437
 — faginea 438
 — mesenterica 438
 — mycetophiloides 438
 Tremellaceae 437
 Tremellales 437
 Trentepohlia 132, 133, 261, 480, 494, 495
 — umbrina 254
 Trentepohliaceae 132
 Treponema 36
 Treponemataceae 36
 Tribonema 250
 — viridis 43, 47, 182, 183
 Tribonematales 182, 183
 Trichaster melanocephalus 427
 Trichia 274
 Trichiales 274
 Trichoderma 468
 — viride 367
 Trichodesmium 71
 — erythraeum 81, 244
 Tricholoma 418
 Tricholomataceae 418, 421
 Tricholomatales 421
 Trichomycetes 292, 332
 Tuber 401
 — aestivum 382
 — melanosporum 382
 Tuberales 350, 351, 381
 Tubercularia 466
 — vulgaris 365
 Tulostoma 421, 422, 424, 425, 430
 — brumale 428
 Tulostomatales 427, 428, 429
 Typhula 408
 — incarnata 408
 — trifolii 408

 Ulothrix 43, 47, 51, 59, 61, 125, 249,
 250, 257
 — zonata 125, 126
 Ulotrichales 48, 125, 153
 Ulva 47, 126, 127, 253
 Ulvaceae 126
 Ulvales 126, 153

 Ulvaria 252
 Umbilicaria 498
 — esculenta 492
 — polyphylla 498
 Uncinula 358, 359
 — necator 359
 Undaria 253, 266
 Uredinella 436
 — coccidiophaga 436
 Urocystis 445
 — cepulae
 — occulta 447
 — tritici 447
 Uroglena 244
 Uromyces 453
 Usnea 482, 483, 489, 499, 500
 — dasypoga 500
 — hirta 492, 500
 — longissima 500
 Ustilago domestica 446
 — hordei 447
 — nigra 447
 — nuda 441, 442, 447
 — tritici 442, 447

 Valonia 148, 151
 Vaucheria 47, 184, 185, 256
 Vaucheriales 184, 185
 Verpa bohemica 338
 Verrucaria 490, 494
 Verticillium 466, 471
 — dahliae 468
 Volvariella esculenta 404, 414, 419
 Volvocaceae 153
 Volvocales 48, 99
 Volvox 103, 244
 — aureus 105
 — globator 105, 106, 107

 Xanthidium 244
 Xanthocapsophyceae 180, 181
 Xanthomonadophyceae 178
 Xanthomonas 24, 27
 Xanthophyta 42, 47, 48, 49, 177
 Xanthopodophyceae 179
 Xanthoria 491, 501
 — parietina 482, 490, 492, 501
 Xanthosiphonophyceae 183
 Xanthotrichophyceae 182
 Xerocomus 417
 Xylaria 361, 362

 Zanardinia 207, 211
 Zoochlorella 262
 Zoopagales 321, 332
 Zoopage phanera 331
 Zoophagus 314
 Zooxanthella 262
 Zygnema 51, 156
 Zygnematales 154, 155—158
 Zygomycetes 291, 320, 401, 474
 Zygomycotina 291
 Zygomycotina 291
 Zygorhynchus 324

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Вирус	8
Отдел дробянки	16
Водоросли	42
Отдел синезеленые водоросли	63
Отдел красные водоросли	81
Отдел зеленые водоросли	98
Отдел золотистые водоросли	169
Отдел желтозеленые, или разножгутиковые, водоросли	177
Отдел диатомовые водоросли	185
Отдел бурые водоросли	200
Отдел пиропитовые водоросли	220
Отдел эвгленовые	229
Образ жизни и распространение водорослей	233
Значение водорослей в природе и жизни человека	264
Отдел слизевики	268
Отдел грибы	282
Класс хитридиевые грибы	296
Класс гифохитридиевые	306
Класс оомицеты	306
Класс зигомицеты	320
Класс трихомицеты	332
Класс аскомицеты, или сумчатые грибы	333
Класс базидиомицеты	388
Класс дейтеромицеты, или несовершенные грибы	461
Отдел лишайники	477